

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
G. GILSON, PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE, J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME IX

1r FASCICULE.

LIERRE
TYP DE JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de Namur, 11.

1893

1937

TABLE DES MATIÈRES DU TOME IX

LES BRANCHIES

DES

ACÉPHALES

PAR

Fr. JANSSENS
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

(Mémoire déposé le 30 juin 1891.)

LES BRANCHIES DES ACÉPHALES

INTRODUCTION.

Bojanus, von Rengarten, Alder, de Lacaze-Duthiers, Williams, Langer, von Hessling, Bonnet, Sabatier, Posner, Peck, Rabl, Kollmann, Mitsukuri, von Ihering, Simpson, Sluiter, van Haren, Pelseneer et Ménegaux sont les principaux auteurs qui ont écrit sur la branchie des acéphales.

Posner (1) est le premier qui applique les méthodes modernes à notre sujet. Son ouvrage est très étendu et remarquable, surtout pour l'époque.

Sabatier (2) ne s'occupe que de la moule, animal que nous n'avons pas l'intention de décrire dans cette première partie de nos recherches. Nous aurons cependant l'occasion de citer cette monographie pleine de mérite.

Peck (3) a publié un travail très condensé sur la branchie en général, traitant surtout l'*Arca*, la moule, l'anodonte et la *Dreyssena*. Ce mémoire est rempli d'observations exactes. Sa conclusion principale est que la branchie des najades ne peut être considérée comme le type primitif de la branchie des acéphales, ainsi que le voulait Posner, mais qu'elle représente au contraire la forme la plus profondément modifiée du type primitif. Ce type est, pour lui, la branchie à filaments libres de la moule.

Il appuye cette opinion par de solides arguments embryologiques. Nous acceptons résolument sa manière de voir, à cela près que nous regardons la branchie de l'*Arca* comme plus voisine du type primitif que celle de la moule. Comme on le verra, nous apportons divers arguments nouveaux en faveur de cette théorie de Peck.

(1) Posner : *Ueber den Bau der Najadenkiemen*; Arch. für mikr. Anat., 1875.

(2) Sabatier : *Anatomie de la moule commune*; Ann des Sc. nat. 6e série, t v, 1877.

(3) H. Peck : *Gills of lamellibranch mollusca*; Quat. journ. of micr. sc., 1877.

Au surplus, Ménegaux (1) a très brièvement résumé les travaux de ses devanciers dans un mémoire remarquable, dont nous aurons l'occasion de nous occuper plus loin. N'espérant pas faire mieux, nous nous contenterons de renvoyer le lecteur à cet aperçu historique.

Mais quelque importants que soient les travaux de tant de savants distingués, nous avons encore trouvé à glaner sur leurs pas. Nos recherches nous mettent à même de compléter et parfois de réformer les descriptions anatomiques de divers auteurs. Cependant nos résultats sont surtout du domaine de l'histologie et de la cytologie.

Ce travail nous a été proposé par MM. les professeurs Carnoy et Gilson. C'est dans leurs laboratoires, à l'Institut cytologique de Louvain, que nous avons poursuivi ces recherches. Nous sommes heureux de saisir l'occasion de rendre un hommage public à la science et au désintéressement de ces maîtres dévoués et de leur exprimer ici notre vive reconnaissance.

MÉTHODES

Les injections à la masse de gélatine et de gomme arabique et surtout au nitrate d'argent nous ont servi à étudier les cavités sanguines des branchies. Pour les mollusques marins, le nitrate doit être employé avec grande précaution. La méthode qui nous donna les meilleurs résultats est la suivante. Tout en laissant l'animal intact, s'il y a moyen (*Mactra*), ou après l'avoir ouvert avec précaution, nous introduisons l'aiguille de la seringue dans un des vaisseaux de la branchie ou dans un des vaisseaux qui y conduisent et nous injectons de l'eau de mer; nous laissons ensuite l'aiguille en place et remplissons la seringue d'eau osmiquée à 1 ou 2 0/00. Sans perdre de temps, nous lavons par la même voie à l'eau distillée, et enfin nous injectons une solution de nitrate d'argent dont la concentration varie de 1 à 0,5 0/0. Nous exposons ensuite la branchie à la lumière diffuse qui noircit plus régulièrement, ou bien nous lavons à l'eau et n'exposons à la lumière qu'après avoir mis l'organe dans l'alcool à 70°.

Les dissociations nous ont été d'une grande utilité pour l'étude des épithéliums. L'alcool au tiers pendant 24 heures, les acides borique et salicylique employés avec tant de succès par Engelmann (2), et l'acide osmique

(1) Ménegaux : *Recherches sur la circulation dans les lamellibranches marins*; 1891.

(2) Engelmann : *Zur Anat. und Physiol. der Flimmerzellen*; Arch. für d. ges Phys., 1880.

très faible pendant deux heures nous ont fourni des préparations très intéressantes.

La macération dans le carbonate de potassium fort, à l'étuve, à 70°, pendant plusieurs jours, nous a donné des figures très instructives pour l'étude de la partie squelettique de la branchie.

La méthode des coupes microtomiques doit nous occuper un peu plus longuement.

On sait qu'il est impossible de faire par cette méthode une étude, même morphologique quelque peu sérieuse, si l'on n'apporte pas un soin scrupuleux à la fixation des tissus. Aussi, après avoir employé successivement presque tous les agents fixateurs préconisés par les auteurs : l'alcool à 70°, les solutions de Flemming et de Kleinenberg, etc., nous nous sommes arrêté à la solution de Gilson ; c'est elle qui nous a donné les plus beaux résultats. Le liquide fixateur était généralement introduit dans la cavité palléale entr'ouverte par un léger écartement des valves. Les organes n'étaient excisés qu'après un certain durcissement, et plongés ensuite dans la solution pendant un temps variant d'après la grandeur des objets. On lave ensuite avec soin avant de passer aux alcools.

Nous enrobons à la paraffine ou à la celloïdine, soit séparément, soit d'après la méthode combinée de Gilson.

Nous avons accordé un grande importance à la coloration après coupe, à cause de la finesse et de la sureté de cette méthode. Ceci nous a permis de faire l'essai d'un certain nombre de nouveaux colorants employés dans la teinture industrielle des laines, mais qui, à notre connaissance, ne sont pas encore pour le moment introduits dans la technique microscopique. C'est ainsi qu'après un colorant nucléaire comme l'*hématoxyline* ou le *carmin picroaluné*, nous fîmes l'essai des teintures connues sous les noms d'*Azo orseille*, *rouge mandarin*, *jaune victoria*, *jaune double*, *jaune bouton d'or*, *tartrazine* (Meister Lucius et Brünnig, Höchst a/M), (Max Linger, Tournay,) *bleu de Bâle*, et surtout le *bleu carmin* (breveté N., Meister Lucius et Brünnig, Höchst a/M). Ce dernier colorant a donné les résultats les plus heureux. Il a été depuis introduit dans la pratique du laboratoire à Louvain, et il a été démontré qu'il a une électivité spéciale pour les parties du protoplasme qui subissent la différenciation cuticulaire. Ce colorant a l'avantage de pouvoir s'employer en solution alcoolique et de ne pas teindre le collodion employé pour le fixage des coupes, si l'on a soin de laver à l'alcool après coloration. Nous l'employons le plus souvent avec un mordant

acide, par exemple l'acide chlorhydrique, dont nous versons 2 ou 3 gouttes dans 100 cc. de colorant. On monte dans la solution glycérinée ou dans les milieux résineux.

La *méthode de* Born nous a fourni les reconstructions nombreuses qu'on peut voir dans nos planches.

Tous les dessins ont été pris au prisme de Nachet. Nous avons aussi fait usage de la photographie dans la partie morphologique de notre étude.

I.

Constitution anatomique de la Branchie.

§ I. Données fournies par les auteurs

Théorie embryologique. Les recherches de DE LACAZE-DUTHIERS (1) ont eu une influence considérable sur les idées des anatomistes qui ont repris après lui l'étude des branchies des mollusques adultes.

On considérait autrefois ces organes comme de simples lamelles, de là vint même le nom de *lamellibranches* qui fut attribué à toute une classe de mollusques.

Cependant on n'ignorait pas l'existence d'une segmentation nette de ces lames en tranches verticales plus ou moins séparées et renflées en crêtes. Cette segmentation leur avait même valu le nom de *lames pectinées*, dans les descriptions anatomiques. Or, DE LACAZE-DUTHIERS a démontré que chaque branchie apparaît chez l'embryon sous la forme d'une série longitudinale de bourgeons distincts qui s'allongent en filaments. Chacun de ces filaments s'incurve ensuite en forme de V, de telle sorte que son extrémité revient se placer près de son point d'insertion.

Depuis, MITSUKURI (2) et PELSENEER (3) ont admis que d'un même côté du pied, les bourgeons d'une branchie se confondent avec ceux de la branchie voisine. Les deux branchies des auteurs deviennent donc une seule branchie à deux lames branchiales. Nos résultats, tant morphologiques qu'histologiques, confirment cette théorie.

Chacun de ces filaments incurvés correspond à une crête de la lame branchiale pectinée.

Mais ces rudiments perdent d'ordinaire leur indépendance au cours du développement. Des ponts de coalescence s'établissent de bonne heure,

(1) DE LACAZE-DUTHIERS : *Mémoire sur le développement des branchies*; An. sc. nat., 4[me] série, t. V. 1856.

(2) MITSUKURI : *On the structure and significance of some aberrant forms of lamellibranchiate-gills*; Quaterl. journal, 1881.

(3) P. PELSENEER : *Report of the deep sea mollusca*; Zool. Challenger, p. LXXIV.

1° transversalement entre les deux branches d'un même filament incurvé; 2° latéralement entre filaments voisins. Le nombre et la puissance de ces soudures varient notablement dans la série des espèces. Ainsi chez le *Mytilus* et l'*Arca*, la branchie présente une structure encore peu différente de celle des embryons.

Les coalescences entre les deux branches d'un même filament se sont seules établies; les soudures interfilamentaires n'existent pas encore, et les segments branchiaux sont encore indépendants les uns des autres.

Premier indice de coalescence. Sabatier, dans son beau mémoire sur l'anatomie de la moule, signale, il est vrai, un mode d'union spécial entre ces segments. Il a décrit sur les faces latérales de chacun d'eux un disque proéminent formé de cellules vibratiles. Ces disques se correspondent de filament à filament, et leurs cils, très longs, se confondent en un seul faisceau et paraissent assez adhérents entre eux. Ils se meuvent, paraît-il, simultanément, et le mouvement de chaque faisceau aurait pour effet non seulement d'agiter l'eau qui les entoure, mais de faire mouvoir les filaments eux-mêmes. Ces faisceaux de cils soudés par leurs bouts étant assez adhérents entre eux, l'ensemble des filaments constitue une espèce de palissade, qui toutefois est très sujette à se rompre.

Sabatier considère cette union des filaments par l'intermédiaire de cils entremêlés, comme le premier indice de la coalescence interfilamentaire.

Remarque. Nous ferons observer que si cette remarque peut être acceptée dans une vue phylogénétique, on ne peut pourtant tenir aucun compte de ce rapport physiologique dans une étude morphologique.

Au point de vue morphologique, les filaments doivent être considérés comme entièrement libres, aussi longtemps qu'il ne s'établit pas entre eux une véritable coalescence, une parfaite continuité de tissu.

Coalescence réelle. Celle-ci s'établit réellement de filament à filament chez la plupart des autres acéphales; dès lors, la branchie prend vraiment la forme d'une lame.

Définition. Ainsi, l'on peut considérer les branchies comme formées de deux lamelles soudées par leur bord. Chacune des lamelles est formée par l'ensemble des parties ascendantes réunies par de nombreuses concrescences. Chez les najades, les concrescences de filament à filament se développent à tel point que des longues fentes primitives il ne reste plus que de petites ouvertures canaliformes, qu'on a pour cette raison appelées du nom de *pores aquifères*. Les concrescences entre deux branches d'un même fila-

ment sont aussi très puissantes et elles forment des cloisons qui traversent l'espace qui sépare les deux lames. Cet espace et ces cloisons sont appelés espaces et cloisons interlamellaires.

Jusqu'ici nous n'avons parlé que de la forme extérieure des branchies. Sans entrer dans des considérations de nature histologique, nous pouvons nous demander quelle est, d'après les auteurs, l'organisation interne de ces appareils.

SQUELETTE. Les espaces compris entre les feuillets épithéliaux sont occupés par des massifs de tissus mésoblastiques de nature diverse, et contiennent, outre un appareil de soutien tout spécial, un système vasculaire sur la constitution duquel les auteurs sont loin d'être d'accord. Deux écoles sont ici en présence. L'une, dont LANGER, BONNET et MENEGAUX sont les principaux représentants, admet l'existence d'une canalisation complète et entièrement close. L'autre, tout en admettant l'existence de canaux afférents, soutient que ces derniers s'ouvrent dans des espaces lacunaires, où la circulation est moins bien définie, pour rentrer dans des canaux de retour plus ou moins bien constitués. POSNER et PECK sont les patrons de cette nouvelle école.

Cette question touche de très près à celle de l'endothélium. Nous en parlons dans un chapitre spécial.

RÉSUMÉ. Résumons en quelques mots et indiquons brièvement l'état actuel de la question.

Dans les najades, chaque branchie est formée de deux lamelles fixées par leur base au corps de l'animal et soudées entre elles au bord libre de l'organe. Ces lamelles sont percées d'un nombre variable d'ouvertures ou pores aquifères, qui aboutissent au-dehors de la branchie. Ces pores s'ouvrent au fond de sillons séparant des crêtes saillantes qui courent sur la face externe des lamelles, perpendiculairement à leur bord. L'espace qui sépare ces lamelles est divisé en chambres par des cloisons plus ou moins complètes.

Les crêtes de deux lamelles adjacentes se correspondent, et chaque couple de crêtes représente un des bourgeons filamentaires, dont la concrescence donne naissance chez l'embryon à la lame branchiale.

Cet appareil contient un système circulatoire formé de canaux et d'espaces lacunaires.

§ II. Observations personnelles

I. NAJADES.

1° *Examen d'une série de coupes à travers la branchie.*

Le résumé de la structure générale de la branchie que nous venons de formuler ne pourrait à lui seul donner au lecteur qu'une idée fort incomplète de la structure de cet organe dans les najades.

C'est dans cette famille que nous avons rencontré les données les plus précieuses pour nos recherches histologiques.

Dans le but de donner au lecteur une idée plus exacte de l'organisation de la branchie dans les najades, nous le prierons de passer en revue avec nous les premières de nos figures.

Ces figures reproduisent quelques-unes d'entre les innombrables préparations qui nous ont servi à nous orienter d'abord, et à contrôler ensuite les descriptions des auteurs. Beaucoup d'entre elles représentent des objets qui n'avaient pas été figurés jusqu'ici; d'autres ónt pour principal objectif de reproduire les choses avec plus de détails ou plus de naturel qu'on ne l'avait fait avant nous. Bien que cette partie de notre mémoire ne soit pas complétement originale, nous croyons pouvoir avec raison la ranger parmi nos observations personnelles.

La FIG. 1 reproduit une section coupant transversalement les branchies de l'*Anodonta* dans un sens presque parallèle aux crêtes qui leur donnent une apparence pectinée. Cette figure naturelle correspond au schéma classique dont on se sert pour mettre en lumière la disposition de l'appareil respiratoire des acéphales. On y reconnait aisément la cavité interlamellaire, *ci*, les deux lamelles droites, *SD*, et refléchies, *SR*. Enfin, on y remarque aussi la disposition bifide du bord des branchies internes.

Passons maintenant en revue la série des FIG. 2, 3, 4, 5.

Elles représentent des sections longitudinales de la branchie de l'*Anodonta anatina*, et sont par conséquent perpendiculaires à la longueur des segments branchiaux correspondant aux bourgeons libres de la branchie embryonnaire.

FIG. 2. C'est une des premières coupes de la série. Elle entame le bord de la branchie externe. Ce qui frappe d'abord dans cette figure, c'est

la division de la coupe en deux bandes allongées, séparées par un espace vide. Le lecteur pourrait penser que cet espace n'est autre que la cavité interlamellaire. Il n'en est rien pourtant. C'est un simple sillon marginal, *s*, et les parties solides qui le limitent appartiennent aux bourrelets qui bordent ce sillon. Nous reviendrons sur ce point.

Mais chacune des bandes qui limitent le sillon dans la FIG. 2 est visiblement formée de pièces distinctes, de forme allongée. C'est en effet le bord de la branchie, dentelé transversalement, en même temps qu'il est parcouru par un sillon longitudinal. Les dents sont donc échancrées par le sillon. Chacune de ces dents échancrées représente l'extrémité d'un segment branchial. *Les bourgeons embryonnaires sont donc demeurés exempts de toute concrescence au niveau du bord libre de la branchie*, qui correspond au sommet de leur anse d'incurvation. Mais si l'on examine la partie inférieure de la figure, on remarque que plusieurs sections de dents sont déjà unies entre elles par une commissure latérale. C'est la région de la concrescence qui commence à poindre. La région qui présente le caractère embryonnaire de l'indépendance des segments est donc fort courte.

FIG. 3. Cette coupe est prise en dessous de la première, mais à fort peu de distance d'elle. La concrescence intersegmentaire a pris un développement tel que la branchie s'y montre comme un organe massif et indivis.

Néanmoins, la segmentation est encore fort nettement indiquée, sur les faces latérales de la branchie, par les crêtes saillantes qui la recouvrent et dont chacune correspond à un segment branchial. Elle est encore indiquée dans cette figure par des lignes que l'on voit surtout sur le côté droit de la figure, lignes que nous appellerons *épithélium mitoyen*, et dont nous nous occuperons plus loin. Remarquons simplement que ces lignes correspondent au fond des sillons qui séparent les crêtes des deux faces.

On y remarque plusieurs trous irréguliers, creusés dans le tissu. C'est la première apparition de la cavité interlamellaire, dont plusieurs prolongements supérieurs ont été sectionnés à ce niveau.

FIG. 4. Nous appelons l'attention du lecteur sur les parties suivantes de cette coupe prise à une distance notable en dessous de la précédente.

La cavité interlamellaire, *ci*, présente des cloisons *S* assez écartées les unes des autres. On y voit des pores aquifères, *pa*. Le tissu massif des lamelles, en certains endroits, apparait comme une masse assez confuse. Il y a là, en effet, un volumineux dépôt de nature minérale, dont nous parlerons plus loin.

Enfin, il y a à remarquer que les deux lamelles s'écartent aussi l'une de l'autre entre les deux cloisons interlamellaires *S*, les « interfilamentar junctions » de Holman Peck, produisant ainsi un léger renflement de la surface externe, en même temps qu'une légère dilatation de la cavité interlamellaire.

Fig. 5. Elle intéresse à la fois la branchie interne et la branchie externe et a pour but d'indiquer la différence de structure de ces deux organes. Cette différence consiste surtout dans le nombre des cloisons interlamellaires. Elles sont beaucoup plus nombreuses dans la branchie externe que dans l'interne.

Ce coup d'œil rapide jeté sur ces figures permettra au lecteur, espérons-nous, de s'orienter mieux que précédemment dans l'organe respiratoire des najades.

Remarque sur la circulation des najades. Dans le paragraphe intitulé: *Données fournies par les auteurs*, nous avons dit quelques mots sur la circulation. Il nous était impossible à cet endroit de donner une idée, même globale, des faits connus à ce sujet. Disons donc en quelques mots ce que nos lectures et surtout nos observations comparées nous ont appris.

Dans les unionides, tout l'espace circonscrit par l'épithélium de la branchie est occupé par un tissu lacunaire. Ces lacunes, quoique très irrégulières en apparence, constituent cependant des voies sanguines bien définies. Les plus vastes d'entre elles possèdent même une paroi assez bien organisée et peuvent porter le nom de vaisseaux. Nous allons les indiquer en quelques mots en esquissant le cours complet du sang dans la branchie. M. Menegaux (1), qui a fait une étude si remarquable de la circulation dans les acéphales, trouve des endothéliums limitant exactement les « vaisseaux » branchiaux. Malgré le nombre très considérable d'injections et d'imprégnations que nous avons faites, nous n'avons jamais pu trouver l'endothélium dont il parle. Nous reviendrons d'ailleurs sur cette question dans la deuxième partie de ce travail.

Prenons une seule lamelle branchiale comme objet de cette courte description. A la base de chaque lamelle branchiale, on trouve un vaisseau branchial afférent *AF*, fig. 1, et un vaisseau branchial efférent *EF*. Les premiers, beaucoup plus larges, mais moins bien organisés, se soudent

(1) Ménegaux : *Recherches sur la circulation dans les lamellibranches marins*, 1891.

dans les deux lamelles droites de deux branchies voisines en un vaisseau unique *AF'*.

On trouve fixés perpendiculairement sur ces vaisseaux des canaux afférents *caf* et efférents *cef*, FIG. 4 et 5, dont les derniers longent les crêtes des segments, tandis que les premiers longent l'épithélium de la cavité interlamellaire. Les canaux efférents sont unis perpendiculairement à leur trajet par des canaux interefférents qui courent perpendiculairement aux crètes segmentaires au niveau des commissures intersegmentaires, comme on peut le voir sur la FIG. 5, *ief*. Les canaux afférents sont unis par des canaux interafférents, *iaf*, qui courent parallèlement aux canaux interefférents et longent la paroi de la cavité interlamellaire; celle-ci, à cet endroit, est tapissée du côté interne par du tissu conjonctif abondant. De ces derniers canaux, *ief* et *iaf*, dont les parois sont mal limitées, le sang se répand dans les lacunes qui complètent ainsi le cercle de la circulation.

2° *Disposition des septa ou cloisons interlamellaires.*

Il ressort de la comparaison de nos dessins que chez l'anodonte les septa sont plus nombreux au voisinage du bord libre que près du bord adhérent. Ces liaisons sont de longueur très inégale, les plus longues seules s'avancent jusque vers la base; mais aucune d'entre elles n'atteint la partie tout à fait inférieure. Cette série et d'autres séries de préparations, parmi lesquelles il y en avait d'animaux très jeunes, nous ont révélé qu'il existe, sous ce rapport, une différence bien nette entre les genres *Anodonta* et *Unio*. Dans ce dernier, les septa ne sont pas plus nombreux près du bord libre. Ils sont tous relativement courts, et, tandis que chez l'*Anodonta* tous, ou à peu près, s'avancent vers le haut jusqu'au bord lui-même, chez l'*Unio* ils s'arrètent aux niveaux les plus divers.

3° *Description du bord libre de la branchie.*

Cette partie de la branchie n'a pas obtenu des auteurs toute l'attention qu'elle mérite. Nous en avons fait une étude assez détaillée.

Branchie interne. Nos FIG. 1 et 3 nous ont fait voir que ce bord est découpé par des dents, et que chacune de celles-ci est échancrée ou bilobée. En coupe transversale, la branchie de l'anodonte reproduit donc exactement un filament branchial de moule, vu de profil. SABATIER avait déjà figuré l'échancrure de l'extrémité de ces filaments chez la moule.

L'étude d'une série complète de coupes, orientées comme celles de la FIG. 2, nous a permis de reconstituer ce bord suivant la méthode de BORN, en tenant compte de l'épaisseur des coupes.

La FIG. 6 représente la surface latérale d'une pièce ainsi reconstituée. Les hachures y indiquent partout les ponts établis par les commissures entre les filaments. Ces ponts de concrescence laissent entre eux, avons nous dit plus haut, des espaces appelés pores aquifères qui établissent une communication directe entre la cavité interlamellaire et l'extérieur.

Au bord libre, il existe quelques pores aquifères qui ne pénètrent pas directement dans la cavité interlamellaire. Tels sont, dans la FIG. 6, les pores aquifères, *pr'*, *pr''*, à droite, et, *pr'*, à gauche. Le liquide qui entrerait par les orifices extérieurs de ces pores ne pénètrerait pas directement dans la cavité interlamellaire, il devrait contourner la face postérieure des commissures, cm^2 et cm^3, en passant dans un canal, *ca*, compris entre ces ponts et une colonne de concrescence beaucoup plus volumineuse. Nous appellerons cette colonne commissure marginale ou du sillon, parce qu'elle s'étend depuis le fond de ce dernier jusqu'au plafond de la cavité interlamellaire, *cms*, FIG. 6. Ce pont d'union interfilamentaire diffère des ponts voisins, non seulement par sa large surface qui comprend toute l'épaisseur du filament ou segment branchial au niveau de son coude, mais encore par une autre particularité que nous signalerons déjà ici, tout en nous réservant de l'étudier avec plus de détail dans la partie histologique de ce travail : c'est l'existence d'une lame *épithéliale* complète, qui coupe nettement la commissure du sillon en deux parties appartenant chacune aux deux segments voisins. Cette lame nous l'avons déjà signalée dans la FIG. 3, et désignée sous le nom de lame mitoyenne. Elle est plus distincte encore dans la FIG. 15, *epm*.

Branchie externe. Les FIG. 7 et 8 représentent aussi des pièces reconstituées et vues par leur face intersegmentaire, après la section de tous les ponts de concrescence. Mais elles sont prises en deux endroits différents de la branchie externe. La première appartient à la partie moyenne de la branchie, la seconde à la partie postérieure, voisine du siphon.

La structure de cette partie, FIG. 7, diffère de celle de la portion correspondante de la branchie interne, 1° par le grand développement en surface des commissures intersegmentaires ; 2° par la réduction correspondante du

diamètre des pores aquifères, pr^1, pr^2, pr^3; 3° par le caractère plus prononcé de la concrescence au niveau de la commissure marginale; 4° par le rétrécissement du canal, *ca*; 5° par l'absence presque complète du sillon marginal.

Seul, le troisième point demande un mot d'explication. Nous disons que la concrescence y est plus prononcée, parce que l'épithélium mitoyen ne s'étend plus sur toute l'épaisseur de la commissure marginale ou du sillon, FIG. 12. Ce feuillet n'existe plus ici dans la partie voisine du plafond de la cavité interlamellaire. La région couverte de hachures simples, FIG. 7, en est dépourvue, et, à ce niveau, les tissus mésodermiques de deux filaments sont en continuité parfaite.

Au niveau de la FIG. 8, on observe des différences assez légères, mais intéressantes pourtant, d'avec la structure de la FIG. 7; ce sont :

1° La réduction extrême dans la FIG. 8 du faible sillon marginal, rappelant celui de la branchie interne.

2° Dans la FIG. 8, l'oblitération et la disparition d'une partie des deux premiers pores aquifères, dont il ne persiste de chaque côté en *ca*, que les parties extrêmes, sous la forme de simples culs-de-sac.

3° La réduction de l'épithélium mitoyen à de très faibles dimensions dans la FIG. 8.

En somme, la concrescence a encore fait un pas de plus dans la FIG. 8, que dans la figure précédente. L'indice le plus intéressant de cette fusion progressive, c'est la persistance des deux petits culs-de-sac cylindriques, *ca*.

II. OSTREA EDULIS.

L'huître nous fournit un exemple de branchie à concrescence très marquée du type des branchies plissées ou composées des auteurs.

Les FIG. 60 à 63 mettent sous les yeux du lecteur les traits caractéristiques de la structure qui nous occupe. Elles nous montrent :

1° Que la surface de la branchie présente des plis, ou cannelures, séparés par de profonds sillons, FIG. 61. Ces plis saillants eux-mêmes portent des crêtes, *Ss*, qui sont autant de segments branchiaux; nous les appellerons *segments secondaires*. La pièce qui constitue le fond des gouttières a aussi la valeur d'un segment branchial, mais c'est un segment beaucoup plus volumineux que les autres; il portera le nom de *segment primaire*, FIG. 61, *SPr*.

2° Que les segments secondaires sont intimement soudés les uns aux autres, et aux segments primaires.

3° Que les deux branches des segments primaires sont unies entre elles, en d'autres termes, qu'aux environs du bord il y a concrescence intrasegmentaire dans tous les segments primaires, mais non dans les secondaires.

L'étude des séries complètes, auxquelles ces coupes appartiennent, nous a appris en outre :

1° Que les pores aquifères sont très petits, c'est assez dire que la concrescence intersegmentaire est très profonde.

2° Que l'indépendance entre les deux branches des segments secondaires se maintient sur toute la longueur de ces segments, ceux-ci sont donc entièrement dépourvus de concrescence intrasegmentaire.

3° Que les branches ascendantes et descendantes sont unies, dans certains segments primaires, par des commissures intrasegmentaires jusqu'à la partie adhérente de l'organe. Dans d'autres, au contraire, les commissures s'approchent moins de la base de la branchie; c'est le cas du segment moyen de la FIG. 61.

4° L'examen de la FIG. 60 montre en outre qu'au bord libre de la branchie il y a concrescence complète entre toutes les parties de l'organe. On n'y distingue plus ni crête segmentaire, ni cavité interlamellaire ou sanguine. Le bord libre de l'organe est un bourrelet solide, *non segmenté*, c'est-à-dire que la concrescence y est poussée à ses dernières limites.

Cependant cette figure demande un mot d'explication. Elle a été dessinée sous un très faible grossissement; aussi les pièces libres que l'on voit à droite, contrairement à ce que l'on pourrait croire, ne sont pas des sommités de crêtes, ou mieux de bourgeons apicaux semblables à ceux des najades, mais des saillies spéciales correspondant chacune à un pli ou cannelure. Si les crêtes n'étaient pas complétement effacées, chacun de ces bourgeons devraient en porter un grand nombre. L'espace qui sépare la pièce solide de gauche d'avec les saillies spéciales de droite correspond à un sillon marginal. Ainsi donc les crêtes ont disparu dans un massif solide, mais les plis sont encore indiqués par de légères saillies dentelant légèrement les bords du sillon marginal.

La disparition des crêtes elles-mêmes, par la concrescence au niveau du bourrelet marginal, est un fait qui doit être rare. Si la concrescence était poussée aussi loin sur toute la face de la branchie, celle-ci perdrait l'apparence pectinée qui lui est si commune chez les acéphales.

5° Dans l'huitre, les concrescences intersegmentaires affectent une forme toute particulière. Les segments primaires, *SPr*, FIG. **61** et **62**, sont unis directement entre eux par une commissure spéciale, *CR*, en dessous de chacun des plis, et cela au même niveau que celui où l'on observe l'union, *cr*, entre les segments secondaires, *Ss*. Mais il y a plus. BONNET, MENEGAUX et les autres auteurs qui ont remarqué ces détails n'ont pas vu que toutes ces concrescences sont unies par une membrane que nous appellerons membrane intersegmentaire, *MR*, FIG. **62**. C'est là un fait unique, qui assigne à l'huître une place toute spéciale. Des considérations d'une autre nature avaient d'ailleurs forcé MENEGAUX à créer un groupe spécial pour les ostréides.

Quoi qu'il en soit, on voit que le type des eulamellibranches est considérablement modifié ici.

La partie inférieure de la FIG. **61** explique les erreurs qui se sont produites. La membrane intersegmentaire, *MR*, FIG. **62**, est très mince, et d'une commissure, par conséquent d'une membrane à l'autre, il n'y a qu'une faible distance verticale. Si le rasoir passe un peu obliquement, il entame deux commissures qui se suivent. Le cas est précisément réalisé dans la partie inférieure de la FIG. **61**, tandis que dans la partie supérieure le rasoir passe entre les deux feuillets d'une même membrane et nous montre les nombreux globules sanguins qu'on y trouve régulièrement.

III. DREYSSENA POLYMORPHA.

Si la structure des branchies était reçue comme un caractère taxonomique important, la *Dreyssena* devrait cesser d'être rangée dans la même famille que le *Mytilus edulis*, tant sont profondes les différences qui séparent les organes respiratoires de ces deux espèces. D'ailleurs PELSENEER (1) dit en parlant des mytilides : « il est bien entendu que la *Dreyssena* n'appartient pas à cette famille. »

Chez le *Mytilus*, comme on sait, les segments branchiaux ne présentent entre eux que des liens anatomiques extrêmement faibles. La coalescence intersegmentaire ne s'y établit qu'entre les extrémités des branches incurvées.

Chez la *Dreyssena*, au contraire, cette coalescence est extrêmement profonde.

Tout d'abord les pores aquifères possèdent des orifices très étroits. Mais, fait plus remarquable, si l'on étudie ces pores à l'aide de sections,

(1) P. PELSENEER : *Archives de Biologie*, 1891.

en même temps que de préparations de l'organe examiné par la surface, on s'aperçoit que le nombre des orifices internes de ces pores est bien inférieur à celui des orifices externes. Deux orifices externes correspondent, dans la règle, à un seul orifice interne.

Les reconstructions, FIG. 68, rendent compte de ce fait. On y voit chaque petit canal aquifère s'insinuer obliquement derrière la crête du segment voisin, et se confondre avec un canal identique venu du pore situé de l'autre côté de cette crête. Dans la FIG. 70, qui est un lambeau de branchie vu par sa face externe, on voit la position des pores par rapport aux crêtes. La FIG. 69 montre sur une coupe transversale la réunion des pores deux à deux en *p'*, *p'*, pour former un court canal s'ouvrant par un orifice unique, *p*, dans la cavité interlamellaire. Notons que cette coupe est prise à un niveau inférieur à celui du schéma.

La concrescence intrasegmentaire est très puissante aussi. Elle s'affirme sous la forme de lames qui partent toutes du bord libre, pour s'arrêter à des niveaux divers comme chez l'anodonte. Ces lames s'étendent fort loin vers le bas.

L'absence d'épithélium mitoyen au niveau de la commissure marginale est un caractère qui s'harmonise avec les autres indications de la concrescence profonde qui existe entre les segments de la *Dreyssena*.

IV. CYCLAS CORNEA.

Dans cette espèce, la concrescence intrasegmentaire est très profonde; c'est là son trait le plus caractéristique.

La *branchie externe* du *Cyclas* est très peu développée et surtout beaucoup plus courte que l'autre.

C'est un organe très massif; la concrescence intersegmentaire y est très puissante aussi, plus puissante peut-être que dans n'importe quel autre type.

La *branchie interne*, celle qui loge ici les embryons, présente la même structure dans sa partie supérieure. Plus bas, la concrescence intrasegmentaire diminue beaucoup, pour donner naissance à une vraie cavité interlamellaire, traversée cependant par des ponts sur la nature et l'origine desquels nous poursuivons en ce moment des recherches spéciales.

Le bord libre de la branchie est reproduit dans les FIG. 71 à 74. La FIG. 74 montre que le sillon marginal y est profond et que le bourrelet ex-

terne (branchie externe) est très développé. On remarque en outre, en jetant un coup d'œil sur les FIG. 71 et 73, que les crêtes sont d'abord séparées les unes des autres par défaut de coalescence comme chez l'*Anodonta*. D'autres détails de l'extrémité des crêtes se voient encore dans ces figures. L'explication de nos planches fournira au lecteur les indications nécessaires.

L'existence d'un *épithélium mitoyen*, complet comme dans la branchie interne de l'*Anodonta*, est indiquée dans la FIG. 74, par la surface à hachures croisées, *em*. Enfin cette même figure indique encore l'oblitération des pores aquifères supérieurs. La large commissure du sillon s'étend assez pour se fusionner avec les deux premières commissures latérales, *c* et *c'*.

La cavité intersegmentaire ou aquifère est donc fermée au bord libre, par une gouttière complète et non criblée de trous, comme c'est le cas chez les autres espèces.

V. PECTEN.

Il existe un grand nombre de travaux sur les branchies du genre *Pecten*. Citons dans l'ordre chronologique les noms de Posner, Bonnet, von Haren, Menegaux et Pelseneer.

Les idées de Posner sont si imparfaites, que nous nous permettons de les passer sous silence.

Bonnet a fait pour le *Pecten jacobœus* une classe nouvelle de branchies, qu'il appelle *Coulissenkiemen*. Il a assez bien compris la circulation dans la partie moyenne des segments primaires. Cest lui qui a signalé d'abord le repli vasculaire de ces segments qu'il appelle *Faltengefäss*. Mais il s'est totalement mépris sur la nature des segments secondaires et sur la circulation dans ces segments.

Von Haren donne une coupe d'un segment primaire; on y distingue deux canaux, mais sa figure est fautive à plus d'un point de vue. Il donne ensuite, pour ce qui regarde la circulation, une figure schématique qui ne répond nullement à ce que nous montre la nature et qui peut tout au plus passer pour la généralisation hâtive du schéma donné avant lui pour l'*Arca* par Bonnet, schéma qui lui-même ne saurait être défendu.

Pelseneer donne une bonne figure d'une coupe de la branchie dans la partie voisine de son bord libre. Il donne aussi une coupe très sommaire d'un segment secondaire. D'ailleurs il précise moins encore que von Haren pour la circulation dans cet organe.

Enfin Menegaux, malheureusement, n'entreprend pas l'étude histologique de la branchie. Il s'en tient aux injections tout en reconnaissant lui-même qu'il n'est pas possible d'injecter les segments secondaires. Il s'est mépris au sujet de ces derniers. Menegaux est d'accord avec Bonnet sur certains points. Il dit en effet que - le vaisseau afférent ne communique qu'avec les canaux principaux, - segments primaires, - qui sont à la fois afférents et efférents. - Les autres segments n'auraient qu'un canal. Il a connu aussi la membrane plissée, *Faltengefäss* de Bonnet, mais il ne la figure pas. Sa description de la circulation est ici très vague ; ce qui tient peut-être à l'absence de figures.

Nous avons repris l'étude complète de la branchie dans le genre *Pecten*. Les espèces dont nous avons disposé sont le *Pecten jacobæus* provenant de la station zoologique de Naples et les *Pecten varius* et *maximus* que nous avons obtenus pendant notre séjour à Banyuls-sur-mer (1).

Au point de vue anatomique ces diverses espèces ne présentent que des différences de détail.

La branchie du *Pecten* appartient aux branchies plissées des auteurs.

La branche refléchie des segments est courte. Elle atteint à peu près les 2/3 de la longueur de la branche directe. La cavité interlamellaire s'ouvre donc largement dans la cavité palléale.

Au bord libre, c'est-à-dire à l'anse d'inflexion des segments, on ne voit aucune différence entre les segments primaires et secondaires et tous ceux-ci se trouvent sur une même ligne. Au bord adhérent, au contraire, les segments primaires seuls s'insèrent sur une même ligne, et les segments secondaires s'insèrent sur autant de lignes courbes à convexité extérieure qu'il y a d'espaces séparant les segments primaires. La lame branchiale y est donc froncée et cette disposition s'explique aisément, si l'on remarque que tous les segments conservent à peu près la même épaisseur sur toute leur longueur. La courbe à petit rayon, sur laquelle s'insèrent les segments au bord adhérent, ne pourrait loger sur une même ligne tous les segments qui placés côte à côte occupent toute la courbe à grand rayon du bord libre.

Les segments, tant primaires que secondaires, sont libres de toute coalescence intersegmentaire anatomique. Les segments primaires ont seuls

(1) Nous profitons de l'occasion que nous fournit cette publication pour remercier M de Lacaze-Duthiers du gracieux accueil qui nous a été fait au laboratoire Arago de Banyuls-sur-mer.

des traces de coalescence intrasegmentaire. Vers l'anse d'inflexion de ces segments, on rencontre en effet des *septa*, FIG. 101 et 102, unissant la partie directe et la partie refléchie d'un même segment. Ces *septa* sont loin d'avoir l'importance qu'ils ont dans les eulamellibranches, dont nous avons étudié quelques types plus haut. Mais ces segments primaires présentent une autre particularité : ils sont munis d'une expansion lamelliforme, le *Faltengefäss* de BONNET, qui est l'homologue de ce que SABATIER décrit sous le nom de *corps godronné* dans la moule, et que nous appelons le *sinus* lamellaire, FIG. 96 et 103, *sl* (1).

DIVISION. Nous commencerons l'exposé de nos résultats par la description de l'innervation de la branchie; puis nous parlerons de la circulation, et nous terminerons par la musculature.

Innervation.

Nous ne trouvons dans les auteurs aucune donnée sur l'innervation de la branchie. Quoique nos recherches sur ce sujet soient encore loin d'être achevées, nous en donnerons cependant une idée. Nous poursuivons en ce moment cette étude et espérons arriver bientôt à des résultats plus complets.

Pour plus de clarté, nous exposerons sous forme de propostions.

PROPOSITION 1. *Il y a dans la branchie du Pecten quatre troncs nerveux principaux, le tronc branchial impair, NBr, les troncs latéraux pairs, nl, le nerf médian secondaire, nm*, FIG. 83.

PROPOSITION 2. *Le tronc branchial impair, NBr, et les troncs latéraux pairs, nl, sont reliés sur tout leur parcours par de nombreuses branches anastomotiques, f'n''*.

Cette disposition peut paraître étrange, aussi sommes nous induit à croire que les troncs nerveux, *NBr* et *nl*, doivent être considérés comme des troncs mixtes, ayant à la fois la valeur de centres nerveux et celle de nerfs. Nous leur donnerons le nom de *nerfs ganglionnaires*.

PROPOSITION 3. *Le tronc branchial impair, NBr, a deux sortes de branches collatérales : les branches anastomotiques et les branches des gouttières marginales.*

Les *branches anastomotiques*, FIG. 83, *f'n''*, relient entre eux le tronc impair et les troncs pairs.

Les *branches des gouttières marginales* longent d'abord les branches anastomotiques, *f'n''*, puis elles entrent, *fn''*, dans le canal marginal, *cm'*,

(1) Notons déjà à cet endroit qu'un canal sanguin longe le bord de cette expansion.

et dans la gouttière marginale, *gm*, des segments primaires, FIG. 83. On les voit en coupe en *fn''*, FIG. 84, 85, 86 et 96, dans le sinus lamellaire dont il sera question plus loin. Au niveau de la FIG. 91, comme nous le dirons ci-après, le sinus lamellaire, *sl*, et la gouttière marginale ont disparu. Cependant on retrouve les filets nerveux de la gouttière à l'endroit où cette gouttière apparait plus bas. A ce niveau, cependant, on ne reconnait plus le tronc, mais on retrouve une certaine quantité de fibres éparpillées sous l'épithélium du segment, FIG. 91, *fn''*.

PROPOSITION 4. *Les troncs latéraux pairs ont aussi deux sortes de branches collatérales : les branches anastomotiques et les branches des segments.*

Les *branches anastomotiques*, *f'n''*, FIG. 83, sortent de la partie inférieure du tronc.

Les *branches des segments*, au contraire, sortent par le côté opposé, s'élèvent dans l'appareil de soutien, *fn'*, et s'infléchissent bientôt, *f'n'*, pour aller se distribuer aux segments, *fn*, FIG. 83.

Pour décrire leur trajet, partons du point *nl*, FIG. 83. Nous y voyons ces branches, partant du point supérieur de la section du nerf latéral, s'élever dans l'appareil muqueux, puis se courber pour pénétrer dans les segments.

On en voit un filet, *fn*, pénétrer dans celui des segments qui est exactement intéressé par la coupe, *SA* (les autres segments se trouvent en dessous du plan de la coupe). La FIG. 86 nous montre ces filets des segments en coupe transversale, *fn'*, pendant leur trajet ascendant à travers l'appareil de soutien. Dans la FIG. 85, on en voit encore en coupe transversale, *fn'*, mais en *f'n'*, ces mêmes branches sont coupées obliquement, presque longitudinalement. Cette portion correspond aux fibres infléchies, *f'n'*, FIG. 83. Ces mêmes fibres sont coupées transversalement, FIG. 88.

On voit, FIG. 84, un filet, *fp*, entrer dans l'appareil de soutien d'un *segment primaire*. Plus haut, on retrouvera encore, occupant la même position, ce filet à côté du tube ou de la gouttière segmentaire du segment primaire, *fn'*, FIG. 91 et 96. Pour l'appareil squelettique de la branchie, voyez la partie histologique.

PROPOSITION 5. *Les segments primaires renferment donc deux filets nerveux*. L'un venant du nerf branchial impair, *NBr*, longe la gouttière marginale, *fn''*, FIG. 83, 84, 85, 86, 91 et 96; l'autre envoyé par le tronc latéral pair, *nl*, suit la gouttière ou le tube segmentaire, *fp*, FIG. 84, *fn'*, FIG. 96, 97 et 91. Ce dernier est l'homologue du nerf que l'on trouve dans les segments secondaires.

PROPOSITION 6. *Les segments secondaires, au contraire, ne renferment qu'un filet nerveux, fn*, qui longe toujours la partie postérieure du tube cloisonné, FIG. 83, 84, 89, 90, 97.

Quant au nerf médian se condaire, il longe constamment le vaisseau efférent. Jusqu'ici nous ne lui avons vu aucune branche collatérale, FIG. 83 et 87, *nm*.

Circulation.

Afin de faciliter au lecteur l'intelligence de ce chapitre difficile, nous commencerons par donner un résumé de la circulation dans la branchie. Ensuite nous expliquerons ce résumé en reprenant une à une les diverses propositions que l'on peut en tirer.

RÉSUMÉ. Le sang arrive à la branchie par un *vaisseau branchial afférent.*

Ce vaisseau présente deux séries d'orifices latéraux par lesquels le sang passe dans les segments primaires et secondaires.

Dans les *segments primaires*, il suit un canal qui longe le bord du *sinus lamellaire*, le *canal marginal.* Ce canal est très court. Il se transforme bientôt en gouttière et à ce moment deux voies différentes s'ouvrent pour le sang : il peut, en sortant de la gouttière, s'engager dans une large cavité, le *sinus lamellaire*, qui le mène directement au *canal segmentaire efférent*; ou bien pénétrer dans la partie libre du segment en suivant le fond de la gouttière qui devient bientôt le *canal segmentaire afférent.*

Dans les *segments secondaires*, le sang marche vers leur partie libre par un système de lacunes et de vaisseaux contournant le *vaisseau branchial efférent.*

Dans la *partie libre* des segments, tant primaires que secondaires, le sang s'engage dans un tube qui se poursuit jusqu'à l'extrémité libre de la branche réfléchie, revient sur lui-même, contourne encore l'anse d'inflexion et entre dans la partie basale de l'organe formée par la soudure de tous les segments.

A partir de ce point, il marche vers le *vaisseau branchial efférent* par un système de larges lacunes.

Le *vaisseau branchial efférent* se trouve entre le *vaisseau branchial efférent* et le *sinus interbranchial.*

PROPOSITION 1. *Le sang arrive à la branchie par le vaisseau branchial afférent.*

Il suffit d'indiquer la place de ce vaisseau.

Il se trouve en *AF* au-dessus de la substance de soutien, *M*, FIG. 83. On le voit en coupe longitudinale dans la FIG. 87.

PROPOSITION 2. *Ce vaisseau présente deux séries d'orifices latéraux, par lesquels le sang passe dans les segments primaires et secondaires.*

Un de ces orifices se voit en *o*, FIG. 83, où il est coupé longitudinalement. On en trouve de ce côté une série. De même à droit du *vaisseau branchial afférent*, on trouve une série d'orifices placés symétriquement par rapport à celle de gauche.

PROPOSITION 3. *Dans les segments primaires, le sang suit un canal qui longe le bord du sinus lamellaire, le canal marginal, cm, cm'*, FIG. 83. *Ce canal est très court. Il se transforme bientôt en gouttière, gm, et à ce moment deux voies différentes s'ouvrent pour le sang : il peut, en sortant de la gouttière, s'engager dans une large cavité, le sinus lamellaire, sl*, FIG. 86, 85, 84, 96, *qui le mène directement au canal segmentaire efférent, ce*, FIG. 96; *ou bien pénétrer dans la partie libre du segment en suivant le fond de la gouttière, qui devient bientôt le canal segmentaire afférent, ca*, FIG. 91.

Le *canal marginal* ou la *gouttière marginale*, qui en est la continuation, occupe, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, le bord libre d'une expansion membraneuse dépendant des segments primaires.

On voit l'organe à l'état de canal dans la FIG. 83, *cm*, et à l'état de gouttière en *gm*, FIG. 86, 85, 84 et 96.

Dans toutes ces figures, on a sous les yeux la structure fort simple du sinus lamellaire. Ce sinus est formé de deux épithéliums séparés par une cavité semée de piliers. Cette cavité communique avec la gouttière. Le sang peut donc circuler entre tous ces piliers. Par cette voie, avons-nous dit, il se rend au canal efférent. Ce rapport est évident dans la FIG. 96.

Telle est la première voie que peut suivre le sang. La seconde voie est celle de la gouttière elle-même, qui se transforme en un tube complet en pénétrant dans le segment. Ce tube se voit dans la FIG. 91, *ca*.

En fait, ces deux voies ne sont pas toujours ouvertes. La voie du sinus lamellaire peut s'oblitérer, ou bien par la contraction des piliers unissant les deux lames épithéliales, comme on le voit en *pm'*, FIG. 85 et 84, ou bien par l'accolement des piliers, *S*, FIG. 84 et *Sp*, FIG. 96. Ces derniers ont une forme spéciale : ils sont très larges et se recouvrent mutuellement. Quand ils sont en état de contraction, ils ferment le passage et constituent un véritable *septum*. Mais en état de relachement, ils permettent au sang

de passer entre eux et de se frayer un chemin jusqu'au canal efférent. Quant aux piliers muqueux, ce sont bien des éléments contractiles. En effet, nous les avons surpris à divers stades de la contraction. Quand ils sont en extension, les feuillets s'écartent sous l'influence de la pression sanguine; les piliers s'allongent, dans ce cas, et s'amincissent, FIG. 96, *pm*. Au contraire, quand ils sont contractés, ils rapprochent les deux feuillets, et peuvent même les rapprocher au point d'oblitérer complétement la cavité, et fermer ainsi cette voie de dérivation du sang, FIG. 96, 84, 85. Dans ce dernier cas, le sang n'aura plus d'autre voie ouverte que celle du canal segmentaire par le bord de l'organe lamellaire.

Faisons remarquer ici l'analogie de structure qui existe entre le sinus lamellaire et les lamelles pulmonaires des arachnides. La contractilité démontrée des piliers du sinus lamellaire fournit un appui solide à la manière de voir de BERTEAUX, qui attribue aux piliers des lamelles pulmonaires un rôle actif, et très important, dans le mécanisme de la respiration de ces arthropodes (1).

Segments secondaires. PROPOSITION 4. *Le sang du vaisseau branchial afférent AF*, FIG. 83, *pour se rendre aux canaux afférents segmentaires, passe d'abord par les vaisseaux ascendants, va, placés entre le muscle branchial pair, ml, et le nerf latéral pair, nl; de là, il passe dans les vaisseaux transverses, vt. Dans ces vaisseaux transverses, le sang d'arrivée est séparé du sang de retour, le, par une mince membrane, sp', qui s'insinue dans les segments pour y constituer le septum, sp.*

Du vaisseau branchial afférent *AF*, le sang passe, avons nous dit, dans les vaisseaux ascendants *va*, qui sont en partie lacunaires. Ces vaisseaux sont coupés perpendiculairement, dans la FIG. 86. Cette figure représente une coupe perpendiculaire à celle de la FIG. 83, passant par le muscle latéral pair *ml*. On y trouve les lacunes vasculaires, *va*, en avant et entre les branches nerveuses *fn'* qui se rendent aux segments.

La FIG. 85 est à peu près parallèle à la précédente, et passe donc aussi suivant un plan perpendiculaire à la FIG. 83. La ligne d'intersection de ces deux plans est approximativement indiquée en *CD*, FIG. 83. On y trouve des coupes perpendiculaires des vaisseaux ascendants, *va*, et des coupes en long des vaisseaux transverses, *vt*.

A l'endroit où passe cette coupe, tous les segments, tant primaires que secondaires, sont soudés; nous sommes donc encore ici dans la partie basale de l'organe.

(1) L. BERTEAUX : *Le poumon des arachnides*; La Cellule, t. V, 2e fascicule. 1889.

La FIG. 84 entame au contraire la branchie, à un endroit où les segments primaires sont encore libres, et où peu de segments secondaires conservent encore une certaine indépendance.

Cette figure est très instructive pour montrer la façon dont se comportent les *vaisseaux transverses*. Ceux-ci arrivent du fond des segments primaires, c'est à dire du point *X*, pour se rendre aux segments secondaires. Une cloison, *sp'*, FIG. 84, sépare ici le sang d'arrivée, *vp*, *vt*, du sang de retour, *se*, *le*. On voit clairement que, plus haut, elle va se continuer avec les cloisons, *sp*, ou septums segmentaires.

La forme de la cloison, *sp'*, FIG. 83, est une gouttière dont la partie antérieure, du côté de *SA*, se relève en forme de cuiller. Les bords de la cuiller se continuent sous la forme de lanières avec les septums segmentaires, FIG. 84, *sp*, tandis que sa pointe va se continuer dans le segment, *SA*, avec le septum, *sp*, de ce segment.

La FIG. 88 représente la section transversale de la gouttière, *sp'*. Cette figure est prise d'une coupe, dont le plan est perpendiculaire à ceux des FIG. 83 et 84, et forme avec ces dernières des intersections marquées par les lignes pointillées *EF*, FIG. 83 et *CD*, FIG. 84. On y voit, à l'évidence, la cloison, *sp'*, séparant le sang des vaisseaux transverses, *vt*, d'avec celui des lacunes efférentes, *le*, se continuer avec les septa, *sp*, des deux segments secondaires, *S* et *S'*.

PROPOSITION 5. *Deux canaux parcourent la partie libre du segment dans toute sa longueur. Le premier, interne, est la voie d'arrivée du sang, ca*, FIG. 89, *et se continue, au bout libre du filament branchial, avec le second qui est externe et constitue la voie de retour, ce*, FIG. 89.

Cette proposition demande quelques courtes explications.

Bien que la structure générale de la partie libre soit la même, dans les deux espèces de segments, nous dirons cependant quelques mots séparément de chacune d'elles.

Segments primaires. Rappelons d'abord que, dans sa partie inférieure, le segment primaire présente, sur son bord interne, cette expansion membraneuse que nous avons nommée *sinus lamellaire*. Cette production remarquable s'étend sur la moitié environ de la longueur de la partie directe du segment. Dans le but de simplifier notre description, nous avons omis, à dessein, de dire que le sinus lamellaire s'étend aussi loin sur le segment. Nous prions le lecteur de jeter un coup-d'œil sur les FIG. 96 et 103, où l'on voit bien les rapports du corps du segment avec le sinus.

La FIG. 91 nous présente une autre particularité de ces segments : ce sont des expansions aliformes, *A'*, insérées de droite et de gauche sur le bord externe des segments.

La forme normale d'un *segment secondaire* nous est fournie par les FIG. 89, 90 et 100 ; on y reconnait le canal afférent en *ca*, séparé du canal efférent, *ce*, par les septum, *sp*.

Quand on s'approche du coude d'inflexion des segments, des piliers muqueux, *pil*, FIG. 90 et 100, traversent les canaux sanguins, dont les cavités deviennent ainsi lacunaires. Toutefois la cloison subsiste.

La branche réfléchie des segments, une fois le coude passé, reprend bientôt la forme normale.

Au bout libre des segments, les septa s'arrêtent et toute la cavité devient lacunaire. Le sang peut, à ce niveau, passer du canal afférent dans le canal efférent, et revenir vers la base de la branchie, en repassant d'abord par le coude d'inflexion.

Les voies de retour sont plus simples. Il importe, en effet, que le sang hématosé soit aussi vite que possible distribué aux organes.

Segments primaires. PROPOSITION 6. *Arrivé à la base des segments primaires, le sang se répand dans un sinus qui s'ouvre en bas dans le vaisseau branchial efférent.*

Dans le sinus, *se*, FIG. 84, 85 et 86, le sang peut se répandre derrière et aux côtés de la pièce squelettique du segment primaire. On peut suivre aisément le sinus, depuis le moment où il apparaît, FIG. 84, jusqu'au moment où il est sur le point de cesser d'exister, FIG. 86. On voit aussi sa paroi, FIG. 83, *se*.

Segments secondaires. PROPOSITION 7. *Le sang des gouttières segmentaires se répand dans les lacunes, qui se prolongent jusqu'au vaisseau branchial efférent.*

Une fois que la cloison, FIG. 84, *sp'*, séparant le sang d'arrivée du sang de retour, s'est dégagée du squelette segmentaire, le tube segmentaire passe à l'état de gouttière; le sang contenu dans les gouttières segmentaires ainsi formées, *gs*, se répand dans un système largement lacunaire, qui constitue les lacunes efférentes, *le*, FIG. 83, 84, 88. Ces lacunes occupent bientôt tout le pli branchial, FIG. 85, *le*, et s'approchent en arrière, *le'*, du sinus efférent, *se*. Des cloisons de nature muqueuse, conjonctive et musculaire, séparent encore, à cet endroit, le sang primaire du sang secondaire. Cependant, des ouvertures dans ces cloisons, FIG. 86, *o*, ou des communi-

cations directes entre les gouttières squelettiques et le sinus, FIG. **84**, en face de *sp'*, à droite, permettent déjà un commencement de mélange. Néanmoins ce n'est guère que plus bas, au niveau du vaisseau branchial efférent, *EF*, FIG. **83**, que ces cloisons cessent d'exister, et que les sangs primaire et secondaire se trouvent mélangés.

PROPOSITION 8. *Tout le sang branchial est finalement recueilli par le vaisseau branchial efférent qui le conduit au cœur.*

Ce vaisseau reste toujours parallèle au vaisseau branchial afférent, et se voit en *EF*, FIG. **83** et **87**.

Musculature.

La musculature de la branchie du *Pecten* n'est pas décrite.

Elle est très complexe. Néanmoins nous avons pu nous représenter l'effet que doit produire la contraction des principaux faisceaux qui la constituent.

Nous procèderons encore ici par propositions.

PROPOSITION 1. *A la base de l'organe, on trouve deux muscles très importants : les muscles branchiaux latéraux.*

Ces muscles, *ml*, FIG. **83**, sont longitudinaux par rapport à la branchie. Cependant comme la branchie a une forme arquée, ils ont eux-mêmes un trajet en arc de cercle.

Quand les muscles branchiaux latéraux se contractent, ils tendent à se mettre en ligne droite et, par le fait même, ils compriment la masse de soutien *M*, FIG. **83** et **87**. De cette façon, l'animal retire ou rétracte sa branchie. Cet acte marche toujours de pair avec la contraction du muscle rétracteur des valves, et s'accomplit avec une grande énergie. Aussi avons-nous trouvé, parmi les fibres constituant ce muscle, des fibres très nettement striées (*Pecten Jacobæus*).

Quand ces muscles sont relachés, la branchie s'épanouit et peut atteindre, voire même dépasser, le bords de l'écaille; mais la rétraction de ce muscle diminue le rayon de la branchie à peu près d'un tiers.

Par leur contraction, ces muscles diminuent la longueur de la branchie, c'est-à-dire l'espace sur lequel se trouve fixés les segments à leur base. Ils tendent donc, de cette façon, à augmenter le froncement de la branchie.

Le jeu de cette rétraction est facilité et augmenté, par l'existence de faisceaux de fibres latérales, *la*, que l'on trouve dans la substance de soutien, *M*, FIG. **83**.

Proposition 2. *De nombreuses fibres musculaires réunissent les parties squelettiques des segments qui passent; sous forme de tube ou gouttière, en U, sous le sillon interbranchial*, fig. 83.

Ce sont les muscles rapprocheurs des segments. Ces muscles s'insèrent, par leurs deux bouts, sur la partie concave des segments en *U*, fig. 83, *mr*, ou bien, un bout s'insère sur cette partie concave, tandis que l'autre vient s'attacher à l'épithélium du sillon interbranchial (sillon intrabranchial), fig. 83 et 87.

Si les fibres se rétractent, les branches de l'*U* se rapprochent.

C'est ce que nous avons observé sur le vivant. Il suffisait de toucher le fond du sillon intrabranchial, pour que l'on vît immédiatement les filaments ascendants se rapprocher, et s'appliquer les uns contre les autres.

Proposition 3. *Des fibres musculaires, me, passent sur la partie convexe des gouttières segmentaires en U, et s'insèrent sur la face interne de ces dernières.*

Les fibres, *me*, s'insèrent sur la paroi interne de la gouttière segmentaire, *gs*. Les fig. 85 et 86 les montrent en coupe transversale, près de leur insertion. On voit donc qu'elles s'élèvent assez haut dans les segments. Elles passent ensuite sur la partie convexe de l'*U*, formé par la courbure de ces gouttières, sous le sillon intrabranchial, fig. 83, *gs*, *tu*. Une coupe passant par le sillon intrabranchial les montre en section transversale, fig. 87, *me*.

L'action de ces fibres doit être antagoniste des précédentes; aussi les appelons nous les écarteurs de l'*U* segmentaire, parce qu'elles tendent à ouvrir le coude d'inflexion des segments sous le sillon.

Proposition 4. *Il y a trois sortes de fibres transverses, à la base de la branchie du Pecten*, ce sont :

1° *Les fibres transverses du septum S.* Ce septum forme la paroi commune des vaisseaux branchiaux afférent et efférent.

On voit ces fibres en long, fig. 83, *t*. Elles sont coupées transversalement, fig. 87, en *t*.

Elles ont pour effet de tendre le septum, et ont leur point d'attache contre les muscles latéraux. Il est évident qu'en leur attribuant la fonction de tendre le septum, nous supposons que leurs points d'attache sont fixes, et la puissance des muscles latéraux nous autorise à faire une telle supposition.

2° *Les fibres transverses de la substance de soutien, M.*

On les voit en long, fig. 83, en *t'*.

Ces fibres, en ramassant la substance muqueuse, peuvent produire, du côté du vaisseau branchial afférent, un bourrelet saillant tel que le vaisseau peut s'en trouver totalement oblitéré. Nous avons vu la chose se produire, quand nous avons injecté la branchie par le vaisseau efférent.

3° *Les fibres transverses des cloisons des sinus efférents*, *se*.

On voit ces fibres couchées longitudinalement en *t''*, FIG. 83 et 86.

Elles peuvent tendre la cloison et peuvent aussi rapprocher l'appareil squelettique du muscle longitudinal pair, et diminuer aussi la lumière du sinus efférent.

Ces fibres ne constituent pas des massifs compacts, mais restent presque toujours des éléments isolés. Cette remarque vaut aussi pour la proposition 5.

PROPOSITION 5. *Les fibres longitudinales courent depuis la substance muqueuse*, *M*, *jusqu'aux vaisseaux transverses*, FIG. 83.

Nous appelons ces fibres longitudinales par rapport aux segments.

Elles longent les vaisseaux ascendants, *va*, et les vaisseaux transverses, *vt*, FIG. 83, et s'implantent profondément, *l'*, dans la substance de soutien, *M*. On les voit en coupe, dans les FIG. 84, 85 et 86.

Les FIG. 83 et 86 nous montrent que les voies d'arrivée du sang se trouvent ainsi comprises entre deux systèmes musculaires. D'un côté, on a le grand muscle latéral, *ml*, et de l'autre, les muscles longitudinaux, qui entourent ce dernier aux trois quarts, FIG. 83. De là il suit que, si les muscles longitudinaux se contractent, ils enserreront ces voies d'arrivée, entre eux et le muscle latéral. Il peut se faire que, de cette façon, ces voies se ferment complétement.

C'est en grande partie le jeu de ces muscles qui rend l'étude de cette région de la branchie extraordinairement difficile. Quand on ne prend pas soin d'anesthésier l'animal avant la fixation, ces muscles ferment tout-à-fait les vaisseaux ascendants, et il est impossible de retrouver ceux-ci au milieu de la substance muqueuse dans laquelle ils se trouvent noyés. Même après avoir anesthésié l'organe, il est bon d'injecter le fixateur, qui dans ce cas sera du nitrate d'argent, par le vaisseau branchial afférent.

Il y a quelques fibres transversales qui concourent à produire le même effet que les muscles longitudinaux. On en voit quelques-unes en coupe longitudinale sur la FIG. 86, *t'''*.

Remarque sur le rôle des muscles dans la circulation branchiale.

La musculature que nous venons de décrire a évidemment pour rôle de régler, de façons diverses, les conditions de la circulation dans la branchie.

Nous présentons, au sujet de chacun des muscles, quelques remarques à ce point de vue.

Muscles latéraux. Nous avons déjà dit que ces muscles ont pour effet de diminuer le rayon de la branchie, et aussi d'augmenter le froncement des vallons. Ajoutons ici qu'ils peuveut comprimer les grands vaisseaux branchiaux, mais surtout le vaisseau afférent. La puissance de ces muscles nous permet même de croire qu'ils peuvent avoir pour effet d'arrêter complétement la circulation dans la branchie.

Muscles rapprocheurs. Ces muscles peuvent avoir pour effet, en même temps qu'ils rapprochent les branches de l'*U*, de dilater les sinus et les lacunes efférentes, et ainsi d'ouvrir largement les voies au sang, qui vient des parties libres des segments.

On voit par la FIG. 83, *mr*, que, si les muscles rapprocheurs se contractent, l'espace qui sépare leurs points d'insertion sur les squelettes segmentaires du muscle latéral, sera agrandi.

Muscles écarteurs. Ces muscles ont une action contraire à celle que nous assignons aux précédents, aussi bien sur le squelette que sur les lacunes.

Muscles transverses. Les muscles *t''*, ont une action analogue à celle des écarteurs. Leur action combinée doit réduire à son minimum la lumière des sinus efférents et des lacunes efférentes.

Nous avons déjà dit que la contraction des fibres, *t'*, a pour résultat la production d'un bourrelet, qui peut oblitérer complétement le vaisseau branchial afférent. Il en résulte, tout d'abord, que ces muscles peuvent avoir pour résultat de fermer les voies d'arrivée, et aussi d'arrêter la circulation branchiale. Mais on peut aussi leur attribuer une action tout opposée.

On peut admettre, en effet, que si ce bourrelet se produit progressivement, depuis l'extrémité d'arrivée de ce vaisseau jusqu'à l'extrémité opposée, le sang se trouvera, au contraire, poussé activement dans les segments.

Muscles longitudinaux. Comme nous l'avons dit, ces muscles, *l*, ont pour effet d'oblitérer les vaisseaux ascendants et transverses, donc d'arrêter l'arrivée du sang dans la branchie. Mais remarquons que cette oblitération

elle-même peut concourir au mécanisme général de l'arrivée du sang dans la branchie.

En effet, si la production successive du bourrelet, dont nous venons de parler, peut chasser le sang vers les segments, son effacement produira, au contraire, une succion. Or, pour que cette succion soit utile à l'arrivée du sang, il faut qu'elle ne puisse pas s'exercer sur le sang des segments. Cette condition est remplie, quand les muscles, *l*, sont contractés, ainsi que nous venons de le dire. Dans ce cas, la succion s'exerce sur le sang des lacunes bojaniennes et palléales.

Théoriquement, on peut admettre qu'un courant de sang passe d'une façon continue à travers la branchie. L'agent moteur de ce torrent serait la pression qui existe dans les lacunes bojaniennes et palléales, quelle que soit la cause qui l'ait produite. Mais après les remarques que nous venons de présenter sur la structure de l'appareil musculaire, et sur l'effet que peuvent avoir ses différentes parties, il semble plus naturel d'admettre que le mécanisme de la circulation produit des appels, et des poussées rythmiques de sang, dans la branchie.

Ajoutons à cela une observation que nous avons pu faire, à diverses reprises, sur le vivant.

Ayant enlevé une des valves d'un *Pecten*, nous plaçâmes l'animal dans l'eau de mer. Après quelques moments d'observation, nous vîmes, en un point donné, se produire un écartement de deux segments, se correspondant d'une branchie à l'autre. Cet écartement fut bientôt suivi d'un rapprochement. Cet écartement et ce rapprochement successifs des segments se poursuivirent, ensuite, le long du bord libre de la branchie, à la façon d'un mouvement de reptation.

Il est probable que ce mouvement était dû au jeu successif des muscles écarteurs et rapprocheurs des segments, c'est-à-dire de ceux qui compriment et qui dilatent les sinus et les lacunes efférentes.

Cette observation plaide puissamment en faveur de l'hypothèse du caractère rythmique du mécanisme normal de la respiration branchiale.

II.

Constitution histologique de la Branchie.

Deux feuillets embryonnaires concourent à la formation des branchies des acéphales : l'épiblaste et le mésoblaste.

Le premier donne naissance aux cellules épithéliales qui en recouvrent la surface, tapissent leurs cavités aquifères, ou pénètrent sous forme de lames dans l'épaisseur de leurs tissus, ainsi que nous l'avons décrit, au niveau de leur bord libre.

Le second fournit tous les éléments qui constituent la charpente même des segments libres et soudés.

Nous étudierons séparément ces deux groupes de productions.

§ I. Productions mésoblastiques.

L'anatomie interne du segment branchial, tout en attestant le même plan général de structure dans toutes les espèces, présente cependant des différences profondes dans les types, morphologiquement si divers, que nous avons étudiés. Les principales d'entre ces différences dépendent du degré de concrescence intrasegmentaire et intersegmentaire, qui varie beaucoup d'un genre à l'autre.

Il est des productions qui se retrouvent partout et peuvent être considérées comme essentielles au segment. Tous les segments comprennent des cavités sanguines et des cellules qui maintiennent celles-ci béantes ou servent de soutien à l'ensemble de l'organe.

Mais ces cellules peuvent donner naissance à des productions variées, parfois très remarquables au point de vue histologique et dont certaines ne se retrouvent que dans les branchies à concrescence profonde. Tels sont les faisceaux de fibres conjonctives qui passent à travers les commissures intersegmentaires pour relier les segments entre eux.

Segments libres. Nous donnerons d'abord une idée très générale de la structure interne d'un segment branchial libre, puis de celle d'un segment soudé. Ensuite nous ferons l'étude d'une série de productions histologiques, prises chacune en particulier, dans les différentes espèces qui ont servi à nos recherches.

Le *Pecten* est un bon exemple de branchie à segments libres.

Les FIG. 89, 90, 91 et 100 représentent des sections faites dans la partie libre de la branche ascendante des segments. On y voit la coupe des deux canaux sanguins efférent et afférent dont nous avons parlé. La lumière de ces canaux y est limitée par une substance homogène, que nous appellerons la substance de soutien. Une lamelle de cette même substance sépare le canal afférent du canal efférent.

Le segment dans cette région contient donc deux tubes de substance de soutien, séparés par un mince septum.

Dans les FIG. 96 et 103, on voit la paroi du tube s'ouvrir, et sa lumière communiquer avec un organe lamellaire lacunaire, le sinus lamellaire.

La FIG. 77, qui a trait au *Mytilus*, représente une disposition plus simple encore. La coalescence s'étant établie entre les extrémités des segments adjacents, chez cet animal, le courant sanguin n'est plus obligé de revenir vers la base du segment par un tube spécial, parallèle au canal afférent; il peut continuer son chemin vers les segments voisins. Aussi, le segment ne contient-il plus qu'un seul tube au lieu de deux. La substance de soutien constitue donc une simple couche continue, appliquée à l'épithélium branchial.

On remarque souvent vers le milieu de ce tube de soutien deux légers épaississements se faisant face. Ils paraissent indiquer le siège primitif du septum intratubulaire du *Pecten*. Ajoutons que si l'on suit la série des coupes jusqu'à l'extrémité du segment, on voit tout à coup le septum apparaître, comme chez le *Pecten* et l'*Arca*, puis disparaître un peu plus loin, FIG. 78. Ce reste de cloison ne semble pas devoir influencer en quoi que ce soit le cours du sang dans le segment, et l'atavisme seul peut rendre compte de son existence.

Ce fait n'a pas été signalé dans la monographie si détaillée pourtant de SABATIER. PECK n'en parle pas davantage. Au niveau du sinus lamellaire, ce tube unique s'ouvre aussi dans les lacunes de cet organe.

Ajoutons que chez les deux espèces, on voit, appliquées contre la face interne des tubes épithéliaux, des cellules aplaties, FIG. 77 et 100. A certains endroits, quelques-unes s'allongent en une tigelle qui traverse tout le tube et va s'appliquer contre sa paroi opposée, FIG. 77, 78, 90 et 100.

Voici en résumé les faits sur lesquels nous désirions attirer l'attention du lecteur par ce court exposé.

Résumé. Les segments branchiaux libres sont des organes creux, dont la paroi est tapissée par une lamelle de substance de soutien. Dans les espèces entièrement dépourvues de coalescence, comme le *Pecten* et l'*Arca*, la lumière de son canal est cloisonnée par une lamelle de cette substance. Des cellules aplaties sont appliquées contre la face interne des tubes de substance de soutien et s'y disposent souvent comme des piliers traversant leur lumière. En certains endroits la paroi des tubes internes s'ouvre et leur cavité communique avec des lacunes.

Segments soudés. La concrescence inter- et intrasegmentaire vient modifier profondément cette structure intérieure des segments.

Avant de parler de ces modifications, il est nécessaire de faire remarquer que la concrescence, dans les branchies lamellaires, ne comprend pas seulement l'accolement pur et simple des segments primitivement libres. Il comprend en outre un énorme développement de tout le tissu mésoblastique qui, dans les segments libres, n'est représenté que par la substance de soutien des parois avec les cellules qui sont appliquées à sa face interne.

Cela dit, passons à l'examen de la fig. 15 qui représente la coupe transversale du segment chez l'*Anodonta anatina*.

La coupe, dont nous donnons la reproduction, passe non loin du bord libre de la branchie, au niveau du coude d'inflexion des segments.

On y reconnait aisément, dans les crêtes saillantes et recouvertes d'un épithélium qui terminent la figure en haut et en bas, la section transversale d'une portion de segment. Les cavités qu'elles contiennent sont des cavités sanguines correspondant à la cavité du canal externe ou efférent du *Pecten* ou à une partie du canal unique de la moule.

Les deux lames, *lac*, de substance compacte, finement striée, qu'on y trouve appliquées à la face interne de leurs parois latérales, représentent des parties du revêtement complet que cette substance y formait dans ces deux espèces.

Enfin les cellules ou les fibres qui, traversant la cavité, s'appuient sur ces deux lames, aussi bien que toutes celles qui se trouvent en dehors d'elles et sous elles, dans les vastes cavités sanguines d'en bas, sont des éléments mésoblastiques, homologues de ceux qui tapissent la face interne du tube de soutien du peigne et de la moule.

Les cavités, que contient la partie inférieure de la figure, sont de vastes lacunes dans le tissu mésoblastique du coude d'inflexion. Comme on l'a vu dans la partie anatomique, ce coude est assez large dans cette espèce.

La constatation de ces quelques faits suffira pour faire accepter au lecteur le résumé suivant de la constitution d'un segment dans les branchies à concrescence profonde.

Résumé. Dans les najades, le tube des segments s'ouvre dans un système de canaux sanguins et de lacunes. La substance de soutien s'y réduit à deux lames, parfois fort épaisses, appliquées aux parois épithéliales des crêtes, parties qui restent saillantes malgré la concrescence intersegmentaire.

Rappelons que chez le *Pecten*, les canaux sanguins segmentaires s'ouvrent aussi partiellement dans un système lacunaire : dans celui du sinus lamellaire.

Ajoutons aussi que les cellules logées dans chaque segment entre les deux lames de substance de soutien, que nous appellerons désormais *lames conjuguées*, *lac*, peuvent donner naissance à de puissants faisceaux de fibres conjonctives, passant à travers les commissures pour relier les segments entre eux. Nous appellerons ces faisceaux fibres unissantes ou *ligaments intersegmentaires*, *lin*.

On le voit, les segments demeurent bien reconnaissables, même dans les branchies où la concrescence est plus profonde. On y retrouve toutes les productions qui s'observent dans les segments libres, mais ces productions s'y modifient assez profondément.

C'est le système vasculaire qui, dans ce genre de branchies, subit les modifications les plus profondes. Nous avons dit que sa structure est d'une étude extrêmement ardue et que les auteurs ne sont point d'accord au sujet de sa constitution. Sa disposition dans les segments libres du *Pecten* a fait l'objet d'une description dans la partie anatomique du mémoire. Il y a été démontré que le système vasculaire du *Pecten* est partiellement lacunaire, même dans cette variété de segments. Dans les branchies à concrescence profonde, ce caractère lacunaire est bien plus marqué encore.

Nous avons dit, en effet, que le sang parvenu dans les canaux horizontaux se répand dans les lacunes. Ces lacunes sont celles qui se voient dans les FIG. **13**, **15** et **19**, traversées en tous sens par des cellules de forme très variée, par les lames conjuguées et par les fibres unissantes. La communication de toutes ces cavités entre elles n'est pas douteuse, et leur communication avec les canaux interafférents et interefférents ne l'est pas d'avantage. Le système devient donc très lacunaire. *On n'y trouve plus aucun vaisseau qui ait la structure d'un tube régulier de substance de soutien, comme chez le Pecten et la moule.* Les gros canaux afférents et efférents possèdent seuls

une paroi assez bien organisée sans substance de soutien. En somme, on peut dire que le tissu des lames branchiales est un massif lacunaire continu, résultant de l'ouverture des canaux afférents et efférents du type *Pecten* ou du canal unique du type *Mytilus*, et de la dispersion des cellules *qui primitivement étaient réduites à tapisser simplement la face interne des canaux*. Ces cellules, s'espaçant les unes des autres, ont donné naissance au système lacunaire en question, mais il faut ajouter à leur histoire, que, en se disposant d'une façon spéciale, *elles ont donné naissance à des canaux nouveaux*, plus ou moins bien constitués, qui dirigent le sang à travers l'ensemble du système dans un sens donné.

Ces nouveaux canaux (les canaux afférents, efférents, interafférents et interefférents) *ne sont donc plus les homologues exacts des canaux afférents et efférents du Pecten.* Ils ne représentent qu'une partie des éléments qui constituent ces derniers, puisque les cellules interlacunaires elles-mêmes dérivent aussi des parois de ces canaux. Du reste, ils sont complétement en dehors de ce qui reste de la substance de soutien primitive; celle-ci ne contribue plus en rien à former leur paroi.

. Les productions, que nous allons étudier successivement, sont donc les produits de la différentiation de ces éléments qui, chez le peigne et la moule, constituaient simplement des cellules aplaties, à l'intérieur des canaux sanguins, contre la face interne de la substance de soutien.

Nous nous réservons de revenir sur toutes ces remarques. L'étude comparée des espèces, jointe aux données fournies par l'histologie, peuvent seules fournir l'interprétation des faits.

1° *Disposition de la substance de soutien.*

Nos figures mettent cette substance sous les yeux du lecteur en maint endroit, *lac*, FIG. 11 à 20 et autres. Nous avons déjà dit qu'elle revêt dans le *Pecten* la forme d'un tube mince tapissant la face interne de l'épithélium, et cloisonné lui-même par une lame longitudinale de même nature. Ce tube, *tu*, FIG. 97, n'a pas partout la même épaisseur : au niveau de la cloison, *sp*, il se forme un bourrelet. Le septum est attaché à la crête du bourrelet, FIG. 89, 90.

Les segments primaires du *Pecten* ont une substance de soutien très complexe. On se rendra bien compte de la structure de cette dernière en examinant les FIG. 92, 93, 94, 99, et en lisant leur explication à la fin du mémoire. Qu'il

nous suffise de faire remarquer ici, que les pièces *u* et *u'* ne constituent pas une cloison et que, par conséquent, bien souvent le tube présente la forme d'une gouttière. Pour se rendre compte de la nature des pièces *u* et *u'*, on consultera avec fruit la FIG. 99, qui représente une section longitudinale de la substance de soutien d'un segment primaire. Elle coupe les pièces transversalement et en montre la forme réelle.

On observe souvent aussi que le tube est plus épais au niveau du canal segmentaire efférent, FIG. 97, *tu*, qu'au niveau du canal afférent.

Telle est la forme typique de cette production ; mais si nous l'étudions dans la série des genres, nous la voyons se modifier profondément.

Déjà dans les segments primaires du *Pecten* lui-même, cette disposition ne s'observe plus. Dans la partie supérieure voisine du coude d'inflexion, on découvre encore toujours un tube, mais les parois de ce tube sont formées d'une autre manière, FIG. 91. Elles se composent de plusieurs pièces juxtaposées. D'ailleurs, ces segments portent deux ailes, A', coupées ici transversalement. Les FIG. 92, 93, 94, donnent trois exemples de la forme qu'affecte la substance de soutien dans la partie moyenne des segments primaires. On peut dire que ces figures nous donnent une idée de la forme typique de cette substance dans les segments. Nous n'insistons pas ici sur tous ces détails d'un intérêt secondaire. Le lecteur qui désire être édifié à ce sujet n'a qu'à prendre connaissance de l'explication des planches.

Une autre modification se produit : au moment où le septum quitte le segment, cette production mésodermique s'ouvre alors longitudinalement. Les parois conservent toutefois assez longtemps leur structure primitive. Le bourrelet d'attache du septum persiste, en effet, pendant quelque temps, FIG. 84. Mais bientôt le tout est noyé dans une substance muqueuse très abondante, *tu'*, FIG. 85, et il ne reste du tuyau primitif que deux lames d'une couleur plus sombre, *tu*. La substance muqueuse, *tu'*, prend plus ou moins la forme de la gouttière.

Cependant si l'on fait des coupes obliques au niveau de la courbe sous le sillon intrabranchial, à 45° à peu près de la base de la courbe, de manière à entamer transversalement la substance de soutien, on voit que les gouttières se sont refermées par la substance *tu'*, FIG. 95. A ce niveau, les tubes sont très aplatis, leur lumière est presque nulle et ils sont serrés les uns contre les autres.

Plus bas, FIG. 87, les tubes se rouvrent pour constituer par la soudure des diverses pièces, l'*U* d'inflexion des segments, sous le sillon intra-

branchial. La gouttière muqueuse primitive est réduite ici à sa plus simple expression, FIG. 87. On y découvre encore la gouttière *tu* qui y présente une réfringence plus grande, mais une nouvelle substance muqueuse s'ajoute sous forme de culots, FIG. 87, *m*, *m'*. Cette substance apparaît déjà au niveau de la FIG. 95.

Chez d'autres animaux, on voit surgir une modification du tube de soutien : la disparition du septum longitudinal. Cette disparition est partout connexe de la coalescence intersegmentaire, à l'extrémité des segments, c'est à-dire au bout de la partie recourbée d'un segment. Le sang se frayant un chemin par l'extrémité du segment, la double canalisation devient inutile. Elle se manifeste déjà dans le type encore si primitif de la moule, où nous avons signalé cependant la persistance de la cloison, dans une faible portion du segment, à l'état de simple caractère ancestral FIG. 78. Mais, chez la moule, si le septum a disparu, l'appareil de soutien constitue cependant encore un tube, car les deux canaux afférents ne s'ouvrent pas en gouttière. Cependant près des deux extrémités du segment branchial en V, le tube de soutien se trouve coupé longitudinalement en une moitié droite et une moitié gauche, c'est-à-dire en deux bandes séparées.

D'une façon générale, on peut donc dire que c'est dans cet état de clivage en deux lames qu'on retrouve la substance de soutien dans les espèces les plus différentiées, à concrescence intime. Cependant on retrouve dans plusieurs d'entre elles, en certains points du moins, les deux moitiés réunies du côté le plus voisin de la surface de la branchie, comme si le tube efférent primitif ne s'y était pas ouvert en gouttière, bien que le septum y ait disparu. Cette disposition est normale dans le *Cyclas* FIG. 75, 76, *lac*, et se voit aussi dans les najades, FIG. 35, 36.

Disons un mot à présent des *rapports que les diverses masses de substance de soutien affectent entre elles*, soit dans un même segment, soit d'un segment à un autre, soit enfin d'une branchie à une autre.

Segments libres. Chez le *Pecten*, l'appareil de soutien revêt, avons-nous vu, la forme d'un tube cloisonné en long, FIG. 89, 90, 91, 100, ou au bout libre de la branche refléchie, celle d'un simple tube, ou sous le sillon interbranchial, celle de gouttières accolées, FIG. 87.

Si l'on étudie les lames qui bordent le sillon intrabranchial, on les voit se recourber, laissant du côté ouvert le vaisseau efférent, s'accoler latéralement et passer aux segments qui leur correspondent dans l'autre paire de lamelles de la branchie, FIG. 87.

Une disposition semblable se constate dans toutes les branchies à segments libres ou peu concrescents.

Segments soudés. Dans les espèces où la concrescence est poussée loin, la substance de soutien revêt, avons nous dit, la forme de deux lames distinctes que nous avons appelées lames conjuguées : *Anodonta*, *Unio*, *Ostrea*, *Dreyssena* et les eulamellibranches en général. Ces lames représentent les parties latérales du tube primitif.

Dans certaines espèces, entre autres le *Cyclas*, on voit ces lames se poursuivre à la face interne de l'épithélium des crêtes, et s'y rencontrer sur la ligne médiane, de telle façon que l'appareil de soutien reprend la forme d'une profonde gouttière ouverte du côté intérieur. Cette disposition se trouve conservée à certains endroits dans les najades, FIG. 35 et 36. C'est la paroi extérieure du tube primitif qui persiste en ces endroits. Cette forme s'observe chez l'*Anodonta anatina*, au voisinage du bord libre.

Chez cette espèce, la substance de soutien ne s'étend pas sur toute la longueur du segment d'une façon ininterrompue. Les deux lames en contiennent, mais elle est interrompue près du bord libre, au point d'incurvation du bourgeon embryonnaire. Les FIG. 9 et 10 le prouvent, et la FIG. 11 en montre la première apparition à un niveau un peu inférieur, sous la forme de plaques latérales. Un peu plus bas encore, on pouvait découvrir une mince lame de substance de soutien unissant ces plaques. Cette lame se voit avec une épaisseur peu ordinaire dans les FIG. 35 et 36, surtout dans la dernière, où, à la suite d'une fixation au nitrate d'argent, l'épithélium a été enlevé par la lame du microtome; la lame de soutien qui formait le fond de la gouttière a été mise à nu.

On peut observer aussi cette union des lames conjuguées en traitant des lambeaux de branchies par le carbonate de potassium ou la potasse caustique assez diluée; tous les épithéliums disparaissent et la substance reste, dans la région voisine du bord libre, sous la forme d'une gouttière à fond très mince, *Unio*, FIG. 59.

Les lames conjuguées sont encore réunies de la même façon en des endroits variables de leur longueur, FIG. 16 et 17. Ce sont autant de vestiges de la paroi extérieure du tube de soutien primitif.

Si l'on étudie le sort des lames de soutien dans une série de coupes, on constate que dans la partie la plus voisine de la base d'insertion de l'organe les crêtes segmentaires s'effacent, et que la surface de l'organe

devient plane, FIG. 18. En même temps, les bords internes des lames conjuguées, qui contiennent alors les sections des baguettes calcifiées (que nous étudierons plus loin), s'éloignent l'un de l'autre. Plus bas, cet écartement des lames d'un même segment s'accentue encore. Il en résulte que les lames appartenant à deux segments voisins se rapprochent au contraire. Elles se rapprochent à tel point qu'elles finissent par se rencontrer et se fusionner en une pièce unique, FIG. 18 et 20.

Ce fait est intéressant. Il correspond évidemment à la fusion, FIG. 87, ou la quasi-fusion, FIG. 95, des gouttières segmentaires du *Pecten*. Mais ici, cette fusion n'a pas pour résultat la formation d'une pièce unique cannelée, comme chez ce dernier.

En effet, chez le *Pecten*, les appareils de soutien des segments ont la forme de gouttières; il est donc naturel que leur fusion donne naissance à une seule masse solide cannelée.

Chez le *Mytilus*, le tube se clive en deux, quand on approche de la base de l'organe et, comme dans l'*Anodonta*, la partie de droite d'un segment se soude à la partie de gauche du segment voisin. Ce fait avait déjà été remarqué par BONNET et SABATIER, mais seulement au bout terminal du segment refléchi.

Chez les najades, le tube de soutien primitif est normalement clivé en deux lames séparées. Si ces lames viennent à se rapprocher et à se souder, comme nous venons de le dire, en passant à travers l'espace intersegmentaire, il se formera non une pièce cannelée, mais autant de pièces bifides qu'il y a de couples unis. En somme, la réunion des lames appartenant à deux segments voisins est donc un phénomène correspondant à la réunion des tubes du *Pecten* en une masse cannelée.

Nous avons étudié aussi dans l'*Anodonta anatina* les rapports des lames de soutien entre elles, non plus dans un même segment, ni d'un segment à l'autre, mais d'un feuillet branchial et d'une lame branchiale à l'autre, et aussi d'une branchie à l'autre.

Rappelons d'abord que la substance de soutien fait défaut près du bord libre de la branchie. Il s'en suit que les restes du tube de soutien primitif sont, chez les najades, sectionnés en trois tronçons distincts. L'un est compris dans les feuillets droits et les deux autres dans les feuillets réfléchis de la branchie.

Vers le bord adhérent de la branchie, nous avons vu que les lames conjuguées s'unissent de segment à segment. Ce n'est pas tout : dans les feuillets voisins du sillon intrabranchial de chaque couple, la tige résultant

de cette union s'avance vers le segment opposé et s'unit à celle qui vient de ce segment en formant un arc, FIG. 21. Ces divers arcs ne se fusionnent pas en une seule pièce, comme le font les arcs cannelés du *Pecten*; ils demeurent simplement unis entre eux par des masses d'une substance fondamentale parsemée de cellules, qui proviennent des cellules interlaminaires de la région, FIG. 20, *sm''*. La fente qui sépare deux lames branchiales voisines est donc comprise entre les branches d'une série de pièces ayant la forme d'une épingle à cheveux, dont chaque branche serait elle-même bifide. La pièce unique, qui constitue le coude de l'épingle, est placée au niveau des espaces intersegmentaires; au contraire, les bras de l'épingle sont contenus dans les segments, mais chacun d'eux est lui-même formé de deux lames, dont l'une appartient à un segment et l'autre au segment voisin.

Quant aux lames conjuguées qui sont comprises dans les segments branchiaux réfléchis, elles se réunissent entre elles de segment à segment, comme celles qui sont contenues dans les feuillets formés par les branches droites des segments. Mais les arcs qui naissent de leur fusion demeurent courts et ne s'unissent à aucun élément correspondant. Les lames conjuguées se perdent dans un massif d'une espèce de tissu muqueux, *sm*, *sm'*, *sm''*, qui apparaît à la base de l'organe. La FIG. 18 montre que, déjà avant de se rejoindre, elles se dissocient latéralement en fibrilles se perdant au sein de ce tissu.

La FIG. 22 montre que les deux branchies restent complétement indépendantes quant à leurs lames de soutien. Les feuillets branchiaux réfléchis qui regardent le pied de l'animal se soudent, il est vrai, au-devant du pied, mais leurs lames conjuguées ne s'unissent pas, FIG. 22, *S,arp*.

Ce que nous venons de dire de la manière, dont les lames conjuguées unies passent d'une lame branchiale à l'autre, donne, à notre avis, une nouvelle force à la théorie de MITSUKURI et PELSENEER. Comme nous le faisions déjà remarquer dans la partie anatomique de ce travail, ces savants regardent les deux branchies des auteurs comme une branchie unique, phylogénétiquement homologue de celle des gastéropodes.

2° *Cellules interlacunaires.*

On pourrait appliquer cette dénomination à peu près à toutes les cellules mésoblastiques. Mais nous en réservons l'usage à celles d'entre elles qu'aucune particularité propre ne permet de désigner d'une façon plus spéciale. Telles sont, par exemple, les cellules de toute forme que l'on trouve dans les FIG. 9 à 24 en dehors des lames conjuguées de l'anodonte.

Elles constituent généralement un réseau à mailles très irrégulières, qui est parcouru par le sang. Ce liquide les baigne, et ses cellules errantes s'insinuent entre elles ou s'y accolent comme des amibes rampantes. Elles sont généralement claires, jamais granuleuses. On en voit de simplement fusiformes, mais la plupart sont ramifiées d'une façon si capricieuse et si imprévue qu'on ne parvient guère à en donner une idée juste par le dessin, FIG. 13, 19 et 23. Leurs prolongements sont parfois d'une structure légèrement fibrillaire, ils sont toujours clairs et transparents.

Notons bien que ce terme ne s'appliquera qu'à des cellules baignées par le sang et ne donnant naissance à aucune production particulière.

3° *Les piliers interlaminaires.*

Certaines d'entre les cellules mésoblastiques, au lieu de se séparer complétement de la substance de soutien, comme les cellules interlacunaires, y adhèrent au contraire par leurs deux extrémités.

Ce rapport s'observe déjà dans les types les plus simples, les moins envahis par la concrescence, comme le peigne et la moule, FIG. 77, 78, 90 et 100. En effet, dans les tubes de soutien de ces deux espèces, on observe de ces cellules qui s'étendent comme des piliers d'une paroi à l'autre. On les trouve principalement aux deux bouts du bourgeon embryonnaire, c'est-à-dire à la base du segment droit et au bout du segment recourbé, ainsi qu'au coude d'inflexion des segments. Ce fait n'est pas sans valeur, car il atténue notablement la différence trop radicale qu'on voudrait établir entre les vaisseaux les mieux organisés des acéphales et les cavités lacunaires proprement dites. PECK en donne des figures assez rudimentaires chez la moule. C'est chez les najades, où la concrescence est poussée très loin et où le caractère lacunaire des cavités sanguines s'accentue si nettement, que l'on observe les plus nombreux et les plus beaux piliers. Nos FIG. 9 à 24 en donnent de nombreux exemples en *pil* et *f. conj.*

Il est certains de ces piliers qui, au lieu d'être espacés les uns des autres, comme le sont beaucoup d'entre ceux qui sont figurés, se massent au contraire en un faisceau. Pour la facilité du langage, nous donnerons à ces faisceaux un nom particulier : celui de *faisceaux de conjugaison*. La FIG. 15 en montre un bel exemple. Comme on le voit, ils paraissent unir solidement entre elles les lames conjuguées. La longueur de leurs cellules est très variable d'un endroit à l'autre de la branchie, FIG. 12, 16 et 53. Ils sont parfois fort longs dans le haut de l'organe et alors, naturellement, les lames conju-

guées sont très éloignées l'une de l'autre, FIG. 12. En d'autres endroits, au contraire, ils deviennent très courts, et alors les lames se rapprochent, FIG. 14, 16 et 53.

Ces cellules ou ces piliers sont aussi plus ou moins distancés les uns des autres. Ainsi, dans la partie supérieure de l'organe, ils sont parfois très espacés, ils peuvent même ne pas constituer un faisceau distinct au milieu des autres piliers interlaminaires, comme c'est le cas dans la partie marginale non soudée des segments chez l'*Anodonta anatina*. Les FIG. 12, 13, 15 rendent parfaitement ce cas. La FIG. 13 montre, dans le même organe que la FIG. 12, mais un peu plus bas, le faisceau en voie de formation. Dans la FIG. 14, il est déjà très serré; mais dans la FIG. 16, il l'est encore bien davantage. En somme, le dernier cas est le plus fréquent; très souvent les cellules y sont tellement serrées qu'il est fort difficile d'en distinguer les contours, FIG. 53. On a devant soi un véritable tissu, extrêmement compact.

A côté de ces piliers interlaminaires, il faut ranger d'autres cellules qui paraissent maintenir ouvert, non plus les espaces interlaminaires, mais la continuation de ces espaces en dehors des lames. On en voit des exemples dans les FIG. 15, 17 et 59. La FIG. 10 passe en un point où le tube de soutien fait entièrement défaut. Les piliers n'y méritent donc plus le nom de piliers interlaminaires, cependant ce sont évidemment des éléments de même nature. On peut faire la même remarque au sujet des longs piliers qui, dans la FIG. 15, s'appliquent par leurs deux extrémités à l'épithélium mitoyen, au-delà des lames et en dehors d'elles.

On le voit, il est fort difficile de classer les éléments mésoblastiques en groupes vraiment naturels et bien caractérisés; ici, comme dans beaucoup de chapitres de la biologie, toutes les classifications sont défectueuses par quelque côté.

La *structure des piliers*, dans les faisceaux interlaminaires ou en dehors d'eux, est fort simple. Ce sont des cellules uninucléées, de forme plus ou moins allongée, très souvent bacillaire, avec un large piédestal aplati à chacune de leurs extrémités, FIG. 15; très souvent aussi elles sont ramifiées, FIG. 15 en bas. Elles sont généralement fort claires, de structure très homogène, peu granulées, un peu fibrillaires en certains endroits. Elles paraissent plus granulées dans les endroits où elles sont courtes et resserrées entre les lames conjuguées, FIG. 13.

Nous avons rencontré des piliers qui présentaient, comme dans la FIG. 32, des stries longitudinales pointillées et extrêmement régulières. Ce sont évidemment des détails de la membrane de ces cellules. Cette particularité se

remarque le mieux sur les cellules qui revêtent une forme bien cylindrique, comme celle de la FIG. 32, ou sur les portions cylindriques des cellules ordinaires. Leur étude exige l'emploi des meilleurs objectifs.

On rencontre aussi de temps en temps des éléments qui diffèrent des piliers par leur forme et par ce fait qu'ils ne s'attachent qu'à une seule des deux lames de soutien, FIG. 35, 39 et 45. Ce sont des cellules qui rampent contre la face interne d'une seule des lames. Leur position entre les pieds des piliers proprement dits suffit à établir leur homologie avec ces derniers. Et quant à leur forme, elle rappelle un état primitif des cellules mésoblastiques à la face interne des tubes de soutien dans les segments libres.

Si l'on examine le pied des piliers qui sont fixés aux lames conjuguées, et principalement ceux qui constituent les faisceaux de conjugaison, on remarque aisément que les rapports de ces cellules avec ces lames sont extrêmement étroits. Leurs pieds, quand elles ont la forme de vrais piliers, ne se borment pas à s'appliquer contre la surface de ces lames; ils y font pénétrer de nombreuses fibrilles. Le lecteur trouvera dans nos FIG. 10 à 16, 23, 33, 34, 53, de nombreux et beaux exemples de ces prolongements. Il y notera que beaucoup d'entre ces fibrilles partent d'une proéminence plus ou moins marquée du cytoplasme qui s'avance dans la substance de soutien, FIG 12; ce qui indique que ces fibrilles sont de véritables prolongements des cellules. Celles-ci, quelque cylindriques qu'elles puissent être, sont, en fait, des cellules ramifiées à fins prolongements. D'ailleurs, un grand nombre d'entre elles sont très visiblement ramifiées en dehors même de la substance des lames, FIG. 13, 15, 16, 23. Dans ce cas, elles ne s'appliquent pas aux lames par un piédestal; elles y envoient seulement leurs divers prolongements et ceux-ci ne manquent pas d'y pénétrer. Certains prolongements traversent de part en part la lame adjacente et se poursuivent au-dehors, FIG. 15 et 16; d'autres, au contraire, prennent dans cette lame une direction oblique, puis longitudinale, et paraissent se continuer avec une des stries propres de sa substance, FIG. 13, 23 et 34.

Ces prolongements fibreux des cellules interlaminaires nous amènent à parler d'une autre production.

4° *Les ligaments intersegmentaires.*

Nous appelons de ce nom des faisceaux de fibres qui, passant à travers les commissures, relient entre elles les lames conjuguées des espèces à segments concrescents. Ces faisceaux n'ont pas échappé aux divers auteurs qui ont publié sur ce sujet.

Posner, après von Rengarten et Bonnet, leur attribuait la valeur de faisceaux musculaires. Peck n'est pas de leur avis; il les appelle simplement " crossed fibres ".

Nos fig. 12 à 16, 44 et 53 montrent, en *lin*, de beaux exemples de ces ligaments. La fig. 55 donne une idée de leur disposition chez l'*Unio margaritifer*. Ils sont placés en ligne plus ou moins droite ou ondulée, mais ils se correspondent toujours de segment à segment, de façon à constituer des ligaments continus d'un bout à l'autre de l'organe.

Ces faisceaux occupent toujours la même position dans les segments : ils sont invariablement placés au-devant des groupes de cellules interlaminaires que nous avons appelés les piliers de conjugaison. Les ligaments continus dont nous venons de parler sont donc constitués par toute une série de piliers interlaminaires alternant avec des ligaments intersegmentaires; voir les fig. 16 et 55.

Mais les rapports entre ces deux éléments ne sont pas de simples rapports de juxtaposition; ils sont beaucoup plus étroits. En fait, *les piliers interlaminaires et les ligaments intersegmentaires ne constituent qu'un seul et même tissu*, et les dénominations spéciales que nous leur donnons ne peuvent avoir d'autre raison d'être que la facilité du langage.

Ces ligaments sont des faisceaux de fibres provenant des cellules interlaminaires. Les fig. 13, 15, 16 et 53 mettent ce fait sous les yeux du lecteur avec assez d'évidence pour que nous puissions nous abstenir d'y insister davantage. On y voit partout les prolongements fibreux de ces cellules traverser les lames conjuguées et se mêler au faisceau.

Notons cependant que l'on découvre parfois des cellules à l'intérieur des faisceaux eux-mêmes et surtout contre eux. Les fig. 14 et 15 en fournissent des exemples. Ces cellules relativement rares sont les unes de simples cellules du sang qui y ont pénétré, fig. 15, *n*, les autres sont des cellules mésoblastiques quelconques, qui s'y trouvent engagées, fig. 14. Tous les éléments qui se trouvent sous le revêtement épithélial étant de même nature, rien ne s'oppose à ce que les cellules interlacunaires ordinaires, situées dans le voisinage du faisceau, concourent à sa formation soit en s'y laissant englober pendant le développement, ce qui est rare, fig. 14, soit en y envoyant latéralement des prolongements, ce qui est au contraire très fréquent, fig. 15.

Nos figures font connaître aussi la constitution de ces faisceaux. Ils sont, fig. 16, composés de fibres, les unes à peu près droites et parallèles, les autres sinueuses ou croisées. Tous ces éléments sont inclus dans une

masse de substance homogène fixant le bleu carmin, mais moins intensément que les lames conjuguées.

La puissance de ces faisceaux, la grosseur de leurs fibres, la proportion de fibres extérieures qu'ils contiennent, sont autant de caractères qui varient notablement d'un point de la branchie à l'autre.

Leur forme est généralement cylindrique, parfois aplatie, FIG. 44.

Leur puissance parait s'accroitre du bord libre au bord adhérent de la branchie. Comparez leur diamètre dans les FIG. 14, 16, 53, qui sont prises à des niveaux divers.

Les fibres entrecroisées paraissent être le plus nombreuses vers le milieu de l'organe. On voit mieux les fibres qui s'entrecroisent en *A*, FIG. 16, sur des coupes parallèles à la surface, FIG. 55. Sur ces coupes, les fibres entrecroisées en *B*, FIG. 16, paraissent droites, FIG. 55 (*Unio*).

L'épaisseur des fibres est très variable, c'est dans les faisceaux les plus volumineux de la partie voisine du point d'adhérence de la branchie qu'elles atteignent l'épaisseur la plus considérable. On remarque souvent sur la coupe transversale des faisceaux un certain ordre dans la disposition des fibres minces et grosses. Ces dernières constituent souvent un faisceau assez distinct situé toujours du côté intérieur du ligament. Cette disposition se remarque dans les deux faisceaux représentés, FIG. 16, en *C*. Nous avons choisi ces deux faisceaux comme exemple pour donner une idée de la force que peuvent acquérir ces fibres intérieures. On en revoit de semblables dans la FIG. 55 en coupe longitudinale ; elles y occupent la même place.

Beaucoup d'entre ces grosses fibres se rattachent à des cellules latérales, appliquées contre la face interne du faisceau, et parmi elles on en trouve qui sont, en coupe, simplement fusiformes comme de vraies fibres élastiques, FIG. 16 en *fu* et près de *lac*. Mais beaucoup proviennent également des cellules interlaminaires à prolongements multiples, en *in*, même figure.

On se persuade par l'étude minutieuse et prolongée d'un grand nombre de coupes que toutes les fibres des faisceaux sont des prolongements cellulaires, bien que le nombre de ces fibres paraisse à première vue trop considérable pour celui des cellules. Celles-ci peuvent fournir un grand nombre de prolongements ; ces prolongements peuvent se diviser et s'allonger assez pour traverser plusieurs faisceaux, FIG. 16, *f.conj.*, et 15 en bas, ibidem.

Nous avons dit que les auteurs ont remarqué les ligaments intersegmentaires. Ce n'est pas à dire pourtant qu'ils en aient fait une étude complète, tant s'en faut.

Posner, qui en a donné le plus grand nombre de figures, les prenait pour des fibres musculaires; c'est assez dire qu'il n'a pas observé leurs rapports avec les cellules interlaminaires. Bien plus, ces derniers éléments, qui ont cependant, au point de vue histologique, une importance énorme, n'ont guère fixé son attention. C'est à peine si quelques traits vagues, dans sa fig. 3, copiée dans nos planches réduite des 2/3, fig. **104**, indiquent la présence d'éléments quelconques entre les deux lames conjuguées. Ces éléments ne portent aucune désignation.

Peck leur accorde plus d'attention. Néanmoins ses figures sont loin d'être parfaites. Ainsi il représente dans sa fig. 13, dont notre fig. **107**, même réduction, est une copie, la masse constituante des lames conjuguées, comme si leurs stries ou fibres de structure se continuaient latéralement avec les faisceaux de fibres intersegmentaires. Nous n'avons observé semblable disposition qu'à un niveau inférieur à celui de la coupe de Peck, dans la lame réfléchie, là où les crêtes segmentaires s'effacent et où les lames de soutien pénètrent dans un massif de tissu muqueux, fig. **18**. Mais cette figure de Peck présente encore d'autres défauts. C'est à tort qu'il place au niveau de l'espace intersegmentaire des cellules ramifiées, alignées et semblables aux cellules interlaminaires. Il ne peut y exister que de ces rares éléments que nous avons signalés perdus dans l'intérieur des ligaments intersegmentaires. En outre, nous n'avons rien observé qui corresponde aux productions qu'il représente dans l'épaisseur des lames de soutien et qu'il appelle « small nuclei (protoplasmic residue). »

5° *Le tissu muqueux.*

L'appareil de soutien des branchies est constitué par un tissu qui, abstraction faite de sa composition chimique, doit être rangé dans le type des tissus muqueux des auteurs.

Que ce terme « tissu muqueux » en lui-même nous arrête un instant. Si le tissu muqueux est typiquement une agglomération de cellules ramifiées plongées dans une substance fondamentale muqueuse, il est certain, cependant, que les histologistes n'attachent pas toujours une importance décisive à la nature chimique de cette substance. En fait, à côté du tissu muqueux véritable, dont le type est celui du cordon ombilical, il est mainte production de même aspect qui résiste bien plus énergiquement aux agents dissolvants que la mucine proprement dite; les tumeurs entre autres en

fournissent de très résistantes, qui à côté de la mucine renferment de l'élastine ou de la kératine

C'est donc à la présence d'une substance fondamentale de consistance molle plutôt qu'à la composition chimique de cette substance que ce tissu doit son nom.

Cette remarque nous permet, en nous plaçant à un point de vue exclusivement morphologique, d'appliquer le terme *tissu muqueux* à certain tissu que nous rencontrons en divers points des branchies. Il s'observe, chez les najades, avec les caractères les plus typiques dans le bas de l'organe, vers son insertion, FIG. 18. Cependant la lame externe de la branchie de l'anodonte en contient aussi de très beaux massifs près de son bord libre, FIG. 24. Ce tissu est du reste fort abondant chez les lamellibranches dans d'autres parties du corps.

Les espaces intercellulaires compris entre les bras des cellules de ce tissu correspondent aux lacunes du tissu lacunaire voisin. Il n'y a de différence entre ces deux tissus que la vacuité des espaces intercellulaires dans les unes, et leur obstruction dans les autres par une substance hyaline ou plus ou moins fibrillaire, FIG. 18, 19 et 24.

Nous rangeons la substance de soutien elle-même dans le tissu muqueux, bien qu'elle nous paraisse plus réfractaire que la mucine du tissu muqueux ordinaire; en certains points, elle devient même très résistante; il est probable qu'elle se transforme alors partiellement en conchyoline.

L'examen de nos figures nous permettra de soutenir cette thèse.

Tout d'abord, il est évident que la substance fondamentale elle-même est contenue entre les prolongements des cellules qui lui donnent naissance. Personne ne contestera, en examinant les FIG. 11 à 16 18, 20, 23, 24, 33, 34, 53 et 55, que les cellules interlaminaires, dont les prolongements traversent cette substance et souvent s'y ramifient, ne soient les générateurs de cette substance.

Il est bien vrai que, contrairement à ce qui se passe dans le tissu muqueux ordinaire, les cellules ne sont pas entièrement plongées dans la substance fondamentale qu'elles produisent. Mais ceci n'infirme nullement notre manière de voir. En effet :

1° Même dans le tissu muqueux ordinaire, on trouve des cellules qui ne sont pas entourées de substance fondamentale. C'est le cas, chez l'anodonte, au bord des massifs de ce tissu. Notre FIG. 24 montre plusieurs exemples de cellules qui sont appliquées seulement à la masse et y distri-

buent leurs ramifications, comme les cellules interlaminaires, surtout celles qui constituent les piliers de conjugaison, le font à l'égard des lames de substance de soutien.

2° La dentine, qui est pourtant considérée comme un tissu osseux, présente aussi ce caractère; les cellules n'y sont pas entièrement enclavées, elles ne font qu'y envoyer des prolongements partant d'une seule de leurs faces.

3° Il en est de même pour les ostéoblastes dans les tissus en voie d'ossification. D'abord appliqués contre la substance osseuse, ils n'y pénètrent que plus tard par suite des progrès de l'ossification.

Le tissu de l'appareil de soutien représente très bien par rapport au tissu muqueux le type de la dentine par rapport au tissu osseux définitif ordinaire.

Du reste, la preuve de cette identité du tissu de soutien avec le tissu muqueux ordinaire se trouve dans la continuité des lames conjuguées avec la substance fondamentale des massifs qui possèdent un caractère muqueux bien net. Ainsi, notre FIG. **24** montre une lame qui se perd en s'effilochant dans le tissu muqueux de la partie voisine du bord libre de la lame branchiale externe, chez l'*Anodonta anatina*. La FIG. **18** montre le même fait, avec plus d'évidence encore, dans la partie basale de l'organe; ici, les lames s'effilochent dans un massif volumineux de tissu muqueux typique; et les cellules interlaminaires, les piliers de conjugaison eux-mêmes y sont entièrement plongés dans une masse de même nature. L'espace qui représentait la lumière du tube de soutien primitif est donc à présent rempli par un tissu muqueux normal.

Au surplus, l'examen des objets ne laisse pas subsister le moindre doute dans l'esprit de l'observateur.

PECK considère la substance de soutien comme un dépôt intercellulaire, « a peculiar and largely developed intercellular product » (1). Mais, dans le cours de son travail, il n'appelle jamais cette substance autrement que « chitinous deposit ». Nous ignorons donc ses idées au sujet de la signification histologique de l'appareil de soutien dans son ensemble, comme tissu.

POSNER donne le nom de « Gallertgewebe » ou « Schleimgewebe » à la substance des lames. Mais ses dessins et ses descriptions sont tellement peu détaillés qu'ils ne fournissent aucune donnée sur la texture de ce tissu.

---

(1) PECK : Loc. cit.

Examinons à présent la constitution de l'appareil de soutien en lui-même.

La forme varie assez d'un niveau de la branchie à l'autre et d'une espèce à l'autre.

Ainsi chez le *Pecten*, nous avons vu qu'il revêt la forme de tubes cloisonnés en long. Ces tubes s'ouvrent en gouttières, sous le sillon intrabranchial, s'y soudent entre eux, et y forment, dans la partie tout à fait inférieure, une lame unique cannelée du côté du vaisseau branchial efférent, FIG. 84 à 102.

Les FIG. 61, 63, 75, 76, montrent les formes que revêt l'appareil de soutien dans l'*Ostrea*, le *Cyclas*, et même dans le *Mytilus*, FIG. 77 et 78. Chez les najades, rappelons que le tube primitif est fendu en deux lames distinctes, reliées entre elles par une mince lamelle représentant la paroi extérieure du tube primitif, et qu'elles s'unissent au contraire de segment à segment près du point d'adhérence des feuillets branchiaux au corps. Ces lames sont très aplaties près du bord libre, FIG. 11, elles vont en s'épaississant vers le bord adhérent. Elles s'épaississent parfois énormément, au point d'oblitérer complétement l'espace qui les sépare, et qui représente une partie de la lumière du tube primitif, FIG. 53; ce fait n'est pas rare.

Cette oblitération, comme PECK le fait très bien remarquer, renverse la manière de voir de VON RENGARTEN, LANGER, POSNER et BONNET, qui admettent l'existence d'un véritable vaisseau sanguin dans l'espace interlaminaire.

La structure interne des lames n'est pas homogène. En coupe transversale, elles présentent un aspect strié. Cependant, leurs stries ne sont pas dues exclusivement aux fibrilles que les cellules adjacentes y envoient par les nombreux prolongements que nous avons décrits. En effet, la striation est le plus souvent perpendiculaire à ces prolongements, FIG. 13, 14, 16, 18, 23, etc. Nous avons vu, il est vrai, de ces prolongements pénétrer obliquement dans la lame et se perdre dans ses stries de structure, FIG. 13, 23, etc. Néanmoins, il nous paraît évident que la striation, visible sur la coupe transversale des lames, est due, au moins en grande partie, à des clivages de structure propres à la substance elle-même. La FIG. 53, qui représente la coupe d'une branchie de l'*Anodonta cellensis*, traitée par le nitrate d'argent, est très remarquable au point de vue des prolongements qui pénètrent dans les lames. Ils s'y ramifient en branches nombreuses et l'ensemble y prend, plus encore qu'ailleurs, les caractères du tissu muqueux. On ne peut douter que la substance fondamentale n'y possède une trame striée ou fibrillaire, indépendante des prolongements qui la sillonnent.

Cette structure se constate avec plus ou moins de netteté dans toutes les espèces. Mais c'est chez les espèces à segments soudés, et avant tout chez les najades, que son étude fournit les résultats les plus nets et les plus intéressants.

6. *Les baguettes calcifiées.*

Les najades se distinguent, en outre, des autres formes par l'existence de productions toutes spéciales au sein de leurs lames conjuguées. Ce sont des baguettes qui les traversent longitudinalement, presque d'un bout à l'autre.

Ces baguettes ont déjà été signalées par von Rengarten, et depuis par tous les auteurs qui se sont occupés des branchies, mais leur constitution et leurs rapports n'ont jamais été étudiés avec précision. Peck dit que ces baguettes ne sont autre chose que les *Stäbchen* des auteurs allemands. Nous le pensons aussi. Mais nous ferons remarquer que ces auteurs parlent des *Stäbchen* comme d'une production commune à tous les lamellibranches, à part peut-être la moule et l'arche. Or, nous n'avons rencontré jusqu'ici ces baguettes que chez les najades. Il est donc certain que le terme *Stäbchen* ne possède pas un sens bien précis, et qu'il s'applique parfois à des productions différentes les unes des autres.

Nos fig. **13**, **15**, **16**, **18**, **19**, **35** à **43**, **59**, montrent ces baguettes en coupe transversale. La fig. **44** en représente une placée longitudinalement, vue de profil.

La composition chimique de ces baguettes nous a occupé tout d'abord. Quelques recherches ont suffi pour découvrir que l'expression *Chitinstäbchen*, que leur applique Posner, ne leur convient pas plus que la dénomination de *chitinous deposit* ne convient à la substance de soutien.

En effet, le premier acide venu détermine la dissolution immédiate de la substance, avec un léger dégagement d'anhydride carbonique.

Nous avons soumis ces pièces à une analyse microchimique soigneuse. Elles comprennent trois éléments constituants :

1° Du phosphate de calcium ;

2° Du carbonate de calcium en quantité très faible ;

3° Une matière organique très résistante, probablement la conchyoline.

Nous exposerons plus loin le détail de cette recherche, à propos d'une autre production qui possède la même composition.

Pour étudier ces baguettes dans leur état naturel, il faut éviter de faire agir sur elles les moindres traces d'acides ou de sels qui puissent les attaquer. L'alcool est alors le meilleur agent à faire intervenir pour la fixation des tissus.

Dans cet état elles sont très fragiles; il est difficile d'en obtenir des coupes minces au microtome. En section, elles ont un aspect brillant et homogène, à peine y voit-on des indices de stries concentriques.

Si l'on applique un acide très dilué, on peut suivre au microscope les changements d'aspect qui se produisent, pendant que le sel se dissout. La réfringence devient beaucoup moindre, et le corps plus sombre qui reste se montre divisé en multiples couches concentriques. La FIG. 37 montre la section de deux baguettes à demi décalcifiées. Le centre est encore brillant et homogène; la périphérie déjà rongée par l'acide montre au contraire les couches en question.

Ainsi, les baguettes sont des tiges formées d'une substance très différente au point de vue chimique de la substance de soutien dans laquelle elles sont plongées.

C'est donc bien à tort que PECK les croit formées de la même substance : « These rod like bodies — the well known *Stäbchen* of german « writers — appear to be simply condensed or firmer portions of the larger « mass of chitinous substance(1). » Et, quelque restriction que fasse POSNER au sujet de l'usage qu'il fait du mot « chitin », on peut s'étonner de ce que ni l'un ni l'autre des deux savants, qui ont accordé le plus d'attention à ces baguettes, n'aient songé à faire sur elles une réaction chimique aussi vulgaire que celle du carbonate de calcium. Cela est d'autant plus étonnant que l'aspect de ces pièces à frais est vraiment minéral, et que les fractures que l'on y rencontre souvent, FIG. 17, 38, 55 indiquent une fragilité qui ne s'observe guère dans les tissus, sur les corps de nature exclusivement organique.

Quoi qu'il en soit, les baguettes décalcifiées présentent, comme nous venons de le dire, une structure lamellaire concentrique. On remarque sans peine qu'il n'y a pas la moindre concordance entre la striation des baguettes et celle de la substance des lames, dans laquelle elles sont plongées, figures citées. Cependant, on ne voit jamais les stries de la substance de soutien se détourner au contact des baguettes, comme si celles-ci y

(1) H. PECK : loc. cit., p. 62.

avaient été introduites de force, à la manière d'un coin. Au contraire, on voit assez souvent certaines stries de la substance fondamentale se poursuivre à travers les baguettes, FIG. 39, 40, 41 et 59. L'une d'elles, plus forte que les autres et située dans la partie moyenne de la lame, s'y voit très fréquemment, elle se trouve dans le prolongement d'un rebord que présente souvent la baguette du côté extérieur, FIG. 39, 40, 41.

C'est un fait assez remarquable que ce manque de concordance dans la texture des deux parties. Il indique que la lame de soutien est un élément qui préexiste à la baguette calcifiée. On peut concevoir la formation de celle-ci, comme un dépôt se faisant à travers tout et par couches autour d'un axe longitudinal. Ce dépôt est de nature complexe, et, quand on en extrait la partie minérale, la partie organique n'en reste pas moins là pour indiquer les couches concentriques, et alors des vestiges de la striation des lames peuvent apparaître, FIG. 39, 40, 41.

La forme des baguettes, étudiée à l'aide de faibles grossissements sur des lambeaux de branchies simplement étalés, paraît très régulière; on peut s'en assurer en jetant un regard sur la FIG. 55. Les baguettes y sont vues par leur tranche.

Mais, si on les examine à l'aide de plus forts grossissements et dans tous les sens, cette régularité disparaît.

Elles sont ordinairement presque aussi longues que la lame qui les renferme; toutefois la partie supérieure de celle-ci n'en contient pas encore dans les FIG. 11, 12, 14, 15. Vers la base de la branchie, elles se comportent exactement comme les lames : elles se soudent de segment à segment. La tige unique qui en résulte, du côté du sillon intrabranchial, se fusionne en arc avec celle du segment d'en face; mais celles du feuillet externe ou réfléchi se terminent en arc en se soudant simplement de *crête à crête*. Elles y ont donc la même forme que les lames elles-mêmes : celle d'une épingle à cheveux; dans le sillon intrabranchial, elles ont la forme d'une fourche, dont chaque branche est elle-même bifide. Nous n'avons trouvé cette disposition signalée dans aucun auteur.

Ajoutons quelques détails au sujet de la forme.

Chaque branche de l'épingle double n'est pas une tige régulièrement cylindrique, elle est au contraire formée d'une série de fuseaux placés bout à bout. Les parties amincies qui séparent les fuseaux sont placées au niveau des ligaments intersegmentaires, FIG. 55.

Les petits fuseaux, en réalité, sont un peu aplatis et constituent des lames dont l'épaisseur est variable, ainsi qu'on le remarque sur nos coupes, FIG. 37 et suivantes. De plus, leur forme présente assez d'irrégularités, et c'est surtout à leur bord externe regardant la surface de la branchie, qu'on remarque le plus d'accidents. Nos FIG. 40 et 41 montrent sur ce bord des crêtes de grandeur et de forme diverses ; d'autre part, les FIG. 41 et 47 présentent, dans la coupe de la lame, la section de deux corps semblables. L'explication de cette apparence est donnée par la FIG. 44, où les lignes *A*, *B*, *C*, indiquent des niveaux de section qui devraient donner des images analogues : une longue tigelle raboteuse descend parallèlement à la baguette et s'y rattache. Des productions de ce genre s'observent fréquemment, surtout chez certains individus, les plus âgés sans doute.

7° *Remarque générale sur le système de soutien des branchies.*

Il est généralement admis que les branchies des acéphales contiennent un système de soutien composé le plus souvent de baguettes solides reliées entre elles par des fibres connectives (1).

Nous avons rectifié et complété les données admises au sujet de la forme, des rapports, de la structure, de la signification histologique et de la composition chimique de ce système.

Arrivé à ce point de notre travail, nous jugeons utile de résumer dans ses grands traits la structure anatomique de ce squelette, telle qu'il convient, d'après nous, de la concevoir aujourd'hui.

Ce système est loin d'avoir la même constitution partout.

Dans les espèces à segments libres : *Arca*, *Mytilus*, *Pecten*, *Anodonta*, lesquelette est formé d'une série de tubes cloisonnés en long ou non cloisonnés, complets ou fendus en gouttière. Ces pièces parcourent tout le segment branchial, depuis sa base ou extrémité d'origine, jusqu'à son sommet ou extrémité de croissance.

Sous le sillon intrabranchial, ils se réunissent en arc d'une moitié de la branchie à l'autre, et en même temps se soudent entre eux, de manière à former au-dessus du vaisseau branchial afférent une pièce cannelée unique et longitudinale.

(1) Pourtant CARL VOGT et YUNG paraissent, tout en faisant une restriction, ne pas répudier entièrement leur caractère musculaire admis par POSNER. Ils les appellent encore « fibrilles transversales d'apparence musculaire ». Traité d'anatomie comparée, p. 748.

Chez les najades, on peut dire que le squelette est bâti sur le même plan. Mais deux causes sont venues modifier notablement l'édifice : la concrescence des segments et la scission longitudinale du tube de soutien en deux lames. Il présente chez l'anodonte la constitution suivante :

Dans chaque segment, il y a deux lames représentant deux moitiés du tube squelettique primitif. Nous les appelons *lames conjuguées.*

Toutes ces lames, à la base de la branchie, s'écartent l'une de l'autre dans chaque segment, et s'unissent chacune à la lame adjacente du segment voisin.

Au fond du sillon intrabranchial, les tiges formées par la réunion des lames conjuguées contenues dans les segments limitrophes s'unissent en arc. Au contraire, dans les feuillets qui regardent en dehors du couple branchial, l'un vers le pied, l'autre vers le manteau, les lames s'unissent simplement entre elles, sans contracter de rapports avec aucune autre pièce solide voisine.

De plus, chaque lame conjuguée contient une tige aplatie, très grêle par endroits, caractérisée par la présence du phosphate et du carbonate de calcium, et qui se comporte exactement comme la lame qui la contient.

En définitive, le squelette branchial de l'Anodonta comprend donc seulement trois pièces séparées. Ces trois pièces sont : *une pièce impaire* comprenant *tout le système des lames conjuguées* avoisinant le sillon intrabranchial, et *deux pièces paires*, formées chacune par *l'union de toutes les lames conjuguées* contenues dans les feuillets réfléchis. Chaque pièce a la forme d'une palissade.

Les lames conjuguées de ces trois pièces sont unies ensemble :

1° Par la lamelle de substance fondamentale qui passe d'une lame à l'autre sous l'épithélium apical des crêtes à certains endroits.

2° Par les ligaments intersegmentaires qui passent d'un segment à l'autre et dont quelques prolongements se continuent à travers deux lames d'un même segment.

3° Par les faisceaux de conjugaison formés par des piliers interlaminaires.

Dans les autres espèces de cette famille que nous avons étudiées : l'*Anodonta cellensis*, *tumida*, *cygnæa* et dans l'*Unio margaritifer* et *pictorum*, en somme dans tous les najades, la disposition du treillis squelettique ne peut différer que très peu de celui de l'anodonte.

Les autres espèces : *Ostrea*, *Cyclas*, *Dreyssena* sont aussi construites sur le même type. Rappelons toutefois que les baguettes calcifiées n'ont été observées que dans les najades.

Pour coordonner tous les cas particuliers il faut partir de la disposition simple de l'*Arca* et du *Pecten*. *Les particularités peuvent toutes se ramener à des variétés dans la soudure ou dans la division longitudinale des parois du tube de soutien primitif.*

8° *Les concrétions minérales.*

Plusieurs auteurs ont signalé des accumulations de sphérules encombrant les espaces libres du tissu laminaire des najades.

BONNET les regarde comme des concrétions calcaires. « Das Gewebe, zwischen beiden respiratorischen Queranastomosen, ist mit rundlichen Kügeln von kohlensauren Kalk durchsetzt » (1). Il ne donne pas d'autres détails.

PECK les appelle « yellow granular food-material destined for the Glochidian embryos » (2).

Nous avons représenté ces corps dans les FIG. 4, 5, 19 et 49. Leur composition chimique étant indiquée de diverses façons par les auteurs, nous avons jugé utile d'en faire l'analyse microchimique (3).

Tous les acides, même les plus faibles, et les sels acides attaquent ces concrétions. Il se produit alors un dégagement d'anhydride carbonique. Ce dégagement est assez faible; il paraît moins intense que celui qu'on obtient en traitant de cette façon une parcelle d'os, et à plus forte raison moindre que celui auquel donne naissance un fragment d'écaille d'anodonte.

En même temps, on voit la sphérule se ronger de la périphérie au centre, et perdre sa réfringence et son aspect minéral. Il reste pourtant une sphérule de même forme, à peu près, mais présentant de nombreuses couches concentriques.

Les modifications d'aspect sont donc exactement les mêmes que celles des baguettes calcifiées.

Si l'on fait passer l'acide sulfurique sur une coupe contenant des concrétions, on observe la dissolution instantanée de l'incrustation minérale et le dégagement d'anhydride. Mais, au même instant, on voit apparaître une multitude d'aiguilles de gypse qui se groupent en faisceaux ou

(1) BONNET : loc. cit.

(2) PECK : loc. cit., explication de la planche VI.

(3) Nous exprimons ici nos remercîments à Mr EUGÈNE GILSON, professeur à l'université de Gand, pour les conseils qu'il nous a donnés dans cette partie de nos recherches.

en étoiles, ainsi que des lamelles clinorhombiques isolées. Nous avons donc affaire à du calcium.

En dissolvant la substance par l'acide chlorhydrique, évaporant et redissolvant par l'acétate de sodium additionné d'acide acétique, et ajoutant ensuite l'oxalate ammonique ou potassique, on obtient immédiatement les octaèdres bien reconnaissables de l'oxalate calcique clinorhombique.

Si l'on ajoute à la préparation, obtenue par dessiccation après traitement par l'acide chlorhydrique, une goutte d'acide molybdique, il se forme un précipité jaune trahissant la présence de l'acide phosphorique, car il n'existe certainement ici ni acide arsénique, ni silice soluble.

Enfin, en précipitant la chaux comme plus haut par l'oxalate ammonique, séparant le précipité du liquide à l'aide d'une mince bande de papier buvard faisant fonction de filtre, et ajoutant au liquide ainsi filtré quelques gouttes du réactif ammoniaco-magnésien, on obtient les cristaux de phosphate ammoniaco-magnésien, groupés en feuilles de trèfle et en arborescences plus complexes.

L'incrustation minérale comprend donc du carbonate et du phosphate de calcium. Ce dernier paraît y être en plus grande quantité que le premier.

Quant à la substance organique, elle est très abondante aussi; elle paraît être de même nature que celle qui reste après la décalcification des baguettes du squelette. Elle est très chromatophile, et extrêmement réfractaire à l'action des bases.

Il ne nous est pas possible de préciser sa composition. Il est assez probable pourtant que c'est de la conchyoline (1).

En tout cas, c'est bien à tort que BONNET les appelle « Kügeln von kohlensauren Kalk, » sans faire mention ni de la matière organique, ni de l'acide phosphorique, éléments si importants cependant.

Les concrétions phosphatées dont il est ici question ont une place bien définie dans la branchie. Elles y forment des traînées longitudinales, FIG. 49. Les espaces lacunaires qu'elles remplissent sont limités en avant et en arrière par les vaisseaux interafférents et interefférents, en haut et en bas par un plan qui passerait contre la face interne de l'épithélium des pores aquifères. Il reste ainsi entre deux pores voisins un espace lacunaire canaliforme qui constitue une sorte de canalicule sanguin qu'on pourrait nommer « canalicule transverse. » Ces petits canaux n'existent pas en été, quand les concrétions

(1) On peut dire la même chose de la substance de soutien.

sont absentes; toute la partie moyenne de la branchie, comme nous l'avons vu dans la partie anatomique, est alors lacunaire.

On est naturellement porté à se demander quelle peut être la signification de ces concrétions. Nous avons dit que Peck les regarde comme des matériaux de nutrition pour les Glochidiums.

Il ressort d'un certain nombre d'observations que nous avons faites dans le courant de cette année, que ces productions s'accumulent à la fin de l'automne pour être utilisées en hiver et vers le printemps. Nous continuons nos recherches sur ce point qui exige de longues séries d'observations.

Si ces corpuscules sont vraiment des réserves alimentaires, on peut faire au sujet de leur utilisation plusieurs hypothèses :

1° L'hypothèse de Peck. Ce seraient des dépôts d'aliments destinés à être utilisés par les Glochidiums au cours de leur développement.

Faisons remarquer au sujet de cette hypothèse que, si Peck avait connu la composition chimique de ces corps qu'il appelle tout simplement « yellow granular food-material, » il ne l'aurait peut-être pas émise. En effet, partout où nous voyons chez les animaux des réserves accumulées pour nourrir des embryons au cours de leur développement, ce sont avant tout des albuminoïdes très élevés, vitellines et autres, et non pas des dépôts minéraux avec un peu d'une matière albuminoïde réfractaire et douée d'un pouvoir nutritif très faible ou nul.

2° On pourrait dire avec plus de raison que le phosphate et le carbonate calciques sont destinés à la formation de l'écaille des Glochidiums. Placée sur ce terrain, la question mériterait d'être étudiée. Nous ne possédons pas encore de données bien complètes et positives à ce sujet. Toutefois, sans vouloir donner à la question une solution prématurée, rapportons une observation favorable à cette manière de voir. Si l'on compare les concrétions contenues dans la lame branchiale interne à celles qui encombrent la lame externe, en l'absence des Glochidiums, on ne trouve entre ces éléments aucune différence appréciable, les uns et les autres sont des sphérules de grosseur variable, mais de réfringence et de forme semblables. Au contraire, si l'on compare le contenu des deux lames pendant la période où l'externe est farcie de Glochidiums, on constate que les corpuscules qu'elle contient, c'est-à-dire ceux qui sont le plus près des Glochidiums, sont plus petits, d'un aspect moins minéral et très différent de ceux de la branchie interne. Ils attirent aussi beaucoup plus vivement les matières colorantes, comme le résidu organique de la décalcification de toutes les concrétions en général.

Cette remarque constitue au moins une présomption en faveur de l'opinion qui les regarde comme destinés aux Glochidiums. Jusqu'à nouvel ordre, nous les considérons donc comme servant, du moins partiellement, non à la nutrition des Glochidiums, comme le veut Peck, mais à la calcification de leur écaille.

3° Ces dépôts servent peut-être à l'accroissement de l'écaille de l'animal adulte.

En effet, l'écaille aussi est formée de carbonate, de phosphate et d'une matière organique : la conchyoline.

Notons néanmoins que le carbonate y paraît plus abondant, proportionnellement, que dans les concrétions calcifiées. Il faudrait rechercher si l'accroissement de l'écaille ne se fait pas périodiquement, et si la disparition des concrétions ne coïncide pas avec l'addition de nouvelles couches calcifiées à la coquille.

Voici une observation qui pourrait avoir à ce point de vue quelque importance. Pendant l'hiver, en observant des anodontes vivantes, nous avons constaté que, dans l'état de relâchement du muscle adducteur, le bord corné de l'écaille dépassait de loin le bord calcaire. L'été passé, sur un individu dans les mêmes conditions, nous constatâmes que cette lame cornée dépassait à peine l'écaille. L'écaille s'agrandirait-elle par bonds, tandis que le manteau ne grandirait que lentement et graduellement? C'est une question que nous nous réservons d'étudier. Remarquons que les branchies du dernier individu ne présentaient guère moins de granules que les autres.

Remarque. Il faut noter que les baguettes du squelette paraissent avoir exactement la même composition que les concrétions. Est-ce à dire que cette réserve est déposée en vue de l'accroissement de ces baguettes? Cette question n'est pas plus facile à résoudre que la précédente.

9. *Les globules du sang.*

On peut dire que les globules du sang des acéphales s'insinuent entre les cellules de tous leurs tissus. Dans la branchie, on les trouve non seulement dans les lacunes sanguines, mais dans le tissu muqueux, dans l'épaisseur de ligaments intersegmentaires, entre les piliers de conjugaison, entre l'appareil de soutien et l'épithélium, enfin, entre les cellules épithéliales elles-mêmes, fig. **9** à **20**, etc.

Ils sont très souvent gorgés de sphérules d'aspect divers, les unes incolores, les autres colorées en brun ou en noir.

Les premières, FIG. 23, *gls'*, parfois très volumineuses, paraissent être des productions de la cellule elle-même.

Les autres, *gls''*, doivent être, au contraire, des corps étrangers. La plupart de ces derniers sont colorés et paraissent identiques aux granules du corps de BOJANUS. Il semble donc certain que ces cellules les ont englobées à la manière des amibes.

Les FIG. 13 et 17 indiquent en *gls''* des globules emprisonnés chez l'*Anodonta anatina*, entre la lame de soutien et l'épithélium d'une crête. Ils refoulent et écartent les cellules épithéliales, FIG. 10,11. On les retrouve très fréquemment dans ces conditions. Ils contiennent alors presque toujours un grand nombre de ces sphérules colorées dont nous parlons. POSNER, qui a observé et figuré ces sphérules, qu'il appelle pigments, n'a pas remarqué qu'elles se trouvent contenues dans des cellules rampantes.

§ II. Tissus épiblastiques.

On recourt souvent au tissu épiblastique des acéphales pour l'étude des cils vibratiles, qui y sont très longs en certains endroits. ENGELMANN y a fait quelques-unes de ses plus belles observations (1) sur la structure des cellules ciliées.

Nous avons répété ses expériences et, à peu de chose près, nos résultats confirment les siens. Avant ses recherches, il n'avait été publié sur ce sujet rien de comparable au point de vue de la précision. POSNER, BONNET et les auteurs plus anciens n'ont guère étudié la structure fine de la cellule épithéliale; ils ont simplement signalé et figuré les diverses variétés de cellules et indiqué leur position. PECK et POSNER — dans son second travail — leur accordent plus d'attention. La figure 21 de PECK contient déjà des indices de certains détails du protoplasme, mais ses dessins sont loin d'être aussi étudiés que ceux du travail spécial d'ENGELMANN.

Nos figures nous permettent d'attirer l'attention du lecteur sur les particularités de l'épithélium qui revêt diverses régions externes et certaines cavités internes.

(1) ENGELMANN : Arch. für Physiol., Pflüger. 1880.

1° *Épithélium externe des crêtes.*

Anodonta anatina.

Les bords des segments restent exempts de concrescence et constituent les crêtes, qui donnent à la surface de l'organe son apparence pectinée. Si l'on coupe transversalement ces crêtes, on remarque à leur surface et dans les sillons qui les séparent trois variétés principales de cellules : des cellules ciliées, des cellules non ciliées ordinaires et des cellules mucipares.

a) *Cellules ciliées.*

On en remarque trois variétés, distinctes surtout par la puissance de leurs cils.

Les FIG. **11**, **15**, **17** les présentent toutes ; elles y sont réparties en groupes distincts. Le bord de l'organe est revêtu de cellules à cils courts et fins : *les cellules apicales.* Elles sont cylindriques ou cunéiformes, leur protoplasme présente une structure régulière et striée dans les deux sens. La striation longitudinale est la plus apparente. Elles sont bordées sur leur face externe par un plateau strié, dont chaque bâtonnet se continue avec un cil. Les FIG. **27** et **28** représentent des cellules obtenues par dissociation à l'alcool au tiers. Elles montrent des prolongements protoplasmatiques partant de leur bord inférieur. Cette particularité assez remarquable s'observe de temps en temps.

Sur les faces latérales, on trouve de chaque côté deux groupes de cellules à cils très longs.

Le premier, voisin des cellules apicales, ne comprend qu'une seule série longitudinale, FIG. **17**. Sur les coupes, on croit souvent avoir sous les yeux la section de deux rangées de cellules, FIG. **15** en bas, mais c'est une apparence produite par l'obliquité de la section ou d'autres causes. Ce sont les « Eckzellen » de POSNER et le « fronto-lateral epithelium » de PECK. Nous les appellerons : *cellules des coins.* Ces cellules se distinguent immédiatement des cellules apicales par leur taille beaucoup plus forte et par l'opacité de leur protoplasme. Celui-ci présente aussi plus nettement la structure en réseau.

Les figures citées en montrent tous les détails.

Le faisceau de filaments décrit par ENGELMANN se remarque très nettement ; dans certaines cellules on le voit contourner le noyau, FIG. **17**. Le plateau strié y est nettement formé de tigelles qui sont en continuité avec les cils.

Le lecteur y notera :

1° Que chaque cellule porte deux rangées parallèles de cils, FIG. 25.

2° Chacun de ces cils se poursuit dans la coupe de la cellule avec une fibrille moniliforme se perdant au sein de protoplasme.

3° Ces fibrilles présentent en pénétrant dans la cellule un épaississement; la série de ces épaississements constitue le plateau strié, FIG. 25.

4° Souvent les bàtonnets du plateau présentent eux-mêmes deux petits renflements terminaux qui leur donnent une forme d'haltère; les deux séries de ces petits renflements produisent dans le plateau deux lignes parallèles.

ENGELMANN n'a pas figuré ces deux épaississements. Faisons remarquer aussi que, pour lui, les deux cils voisins d'une rangée à l'autre se fusionnent à leur sommet en un seul flagellum. Nous avons constaté le contraire; il n'y a là qu'un simple accolement.

En observant les cils sur le vif, on constate qu'ils battent avec un ensemble parfait dans le sens transversal par rapport à la crête. Ils demeurent accolés les uns aux autres formant ainsi une sorte de pelle flexible, battant vers ses bords et non vers ses faces. Les cils ne sont pas tous de la même longueur; ENGELMANN l'avait déjà remarqué. La pelle a donc une forme asymétrique, FIG. 15, *dc* en bas.

La méthode à l'acide borique préconisée par ENGELMANN ne nous paraît pas mériter beaucoup de confiance; elle gonfle et altère trop tous les éléments pour qu'on puisse se fier aux apparences qu'elle produit. Il est absolument nécessaire d'en contrôler les résultats par d'autres méthodes.

Les deux rangées de cellules des coins se poursuivent jusqu'au bord libre de la branchie. Là, elles se placent sur les faces latérales des bourgeons marginaux. Elles sont indiqués dans les FIG. 11, 15 et 17, en *dc*.

Une seule série de cellules dépourvues de cils vibratiles fait suite, vers l'intérieur, aux cellules des coins; ce sont les *cellules intercalaires*, FIG. 17. Elles portent un plateau strié, comme les cellules ciliées.

Le second groupe d'éléments ciliés est formé de plusieurs rangs parallèles de cellules : les *cellules latérales*. Elles sont plus aplaties que les cellules des coins, et portent des cils moins forts. Ceux-ci battent dans le même sens que ceux des cellules des coins.

b) Cellules non ciliées ordinaires.

Nous avons déjà signalé les *cellules intercalaires* et dit qu'elles sont munies d'un plateau strié.

Sous les cellules latérales, on ne trouve plus que des cellules non ciliées. Elles sont ordinairement munies d'un plateau plus mince et dans lequel il n'est pas toujours possible de découvrir des stries. Parmi elles, on découvre des

c) Cellules mucipares.

Elles sont très remarquables, FIG. **17**,*cal*. Les fibrilles étudiées par LIST dans la masse de mucine sont très visibles, et lui donnent un aspect réticulé très frappant.

POSNER est, pensons-nous, le seul auteur qui ait figuré ces cellules, et seulement dans son travail de 1877. Il n'a nullement remarqué ce réseau et figure au contraire leur contenu comme une masse homogène.

Elles sont le plus nombreuses vers le bas du sillon, FIG. **17**.

Unio margaritifer.

D'une façon générale, les cils sont plus gros que chez l'anodonte, FIG. **59**. Les cellules des coins sont remarquables par leurs dimensions. Les plateaux striés sont aussi plus puissants; celui des cellules intercalaires, en particulier, présente une épaisseur plus considérable que dans la première espèce.

Les cellules mucipares aussi sont fort intéressantes, FIG. **56**.

Pecten.

Dans les diverses espèces de *Pecten* que nous avons eues à l'étude, nous n'avons jamais pu découvrir les cellules des coins. Ces cellules sont remplacées par des cellules ordinaires, à plateau sans cils, ou le plus souvent, par des cellules mucipares, FIG. **89**, **90**, **100**, *cal*. Les cellules du bord ont de très grands cils, et se continuent avec leurs caractères propres jusque sur le sillon intrabranchial, FIG. **87**, *ap*.

On rencontre ici une espèce particulière de cellules vibratiles, sur laquelle il est utile d'appeler l'attention. Nous avons dit dans la partie anatomique de ce travail, que les filaments branchiaux du *Pecten* sont libres de toute soudure intersegmentaire. Ces filaments sont cependant reliés entre eux par un mode d'union tout spécial, signalé d'abord dans la moule par PECK et étudié ensuite par SABATIER dans cette même espèce.

On voit, en effet, dans la moule à certains endroits l'épithélium latéral des segments s'élever, et les cils puissants portés par cet épithélium se souder à un épithélium semblable porté par le segment voisin. C'est dans le *Pecten* que nous avons fait les recherches les plus minutieuses sur cet objet; nous l'avions d'ailleurs aussi étudié dans la moule.

Les diverses espèces que nous avons examinées ne sont pas, à ce point de vue, absolument identiques. Dans le *Pecten jacobæus*, les disques ciliés sont portés sur les flancs des segments, mais, dans le *Pecten maximus* et le *Pecten varius*, nous avons trouvé une disposition un peu différente. Au niveau des disques, les segments s'élargissent beaucoup du côté postérieur. Ils portent à ces endroits des tubercules faisant saillie du côté interne d'un pli, c'est-à-dire du côté de la cavité interlamellaire. Ces tubercules sont constitués par une substance de soutien, qui est en continuité avec celle du segment lui-même, et au milieu de laquelle on découvre une cavité, *cav*, FIG. 97. Des noyaux sont appliqués contre la substance en question. La cavité du tubercule n'a aucune communication avec les canaux segmentaires. Le tubercule est recouvert par un épithélium, dont les parties latérales sont ciliées. Les cils de deux épithéliums voisins ne se soudent pas, comme le veut SABATIER. Ils s'entrelacent et se placent l'un à côté de l'autre, comme les poils de deux brosses que l'on presserait violemment jusqu'à ce que les poils de l'une touchent le bois de l'autre. Les segments voisins demeurent donc exempts de tout lien anatomique dans le *Pecten*, aussi bien que dans le *Mytilus*, *dq*, FIG. 82, et l'*Arca*.

Pecten jacobæus. Les cellules des coins sont remplacées par des cellules mucipares disposées en ligne, FIG. 100. Comme particularité spéciale, signalons la présence, sur les faces latérales des segments, de disques vibratiles, analogues à ceux de la moule, *dc*, FIG. 100. Leurs cils sont droits et raides.

Ces disques paraissent donc caractéristiques des espèces à segments libres. Cette remarque est favorable à l'opinion de ceux qui les regardent (chez la moule) comme des moyens d'union véritables, entre les segments isolés (WILLIAMS, SABATIER, PECK).

Remarquons encore que l'épithélium externe du *Pecten* est en divers endroits rempli de granules jaunes ou bruns, parfois très foncés, FIG. 89, 90 et 100 à 102.

2° *Épithélium des pores aquifères.*

Les auteurs ne s'attardent guère à faire l'étude de cet épithélium. Il a été figuré cependant par POSNER et PECK, mais avec fort peu de détails.

C'est le plus aplati de tous les épithéliums branchiaux; ses cellules sont tabulaires. Elles vont en s'élevant à mesure qu'elles s'approchent de la cavité interlamellaire, aux abords de laquelle elles deviennent cylindriques. Nous n'y avons pas vu de cils.

L'imprégnation au nitrate d'argent met en évidence les contours de ces cellules. La FIG. 52 montre qu'ils ne sont pas toujours réguliers, mais parfois sinueux.

La FIG. 54 reproduit aussi les contours d'un certain nombre de cellules, mais elles y sont examinées par leur face interne, voisine des lacunes. Au premier abord, nous avions pris ces polygones limités par le dépôt d'argent pour les contours des pieds écrasés et aplatis des piliers ou cellules interlaminaires. Mais une observation attentive nous démontra que les contours de ceux-ci n'étaient nullement noircis, et que le carrelage en question appartenait à l'épithélium du pore aquifère sous-jacent. Nous nous demandons si ce n'est pas à la suite d'une illusion de ce genre, que KOLLMANN (1) a décrit un endothélium à la surface des vaisseaux sanguins.

3° *Épithélium de la cavité interlamellaire.*

La plupart des auteurs, qui ont étudié la branchie, ont figuré cette couche sans donner beaucoup de détails. Ils se contentent de la signaler comme un épithélium cilié.

Nous y distinguons les trois espèces de cellules que nous avons décrites dans l'épithélium de la surface : des cellules ciliées, des cellules non ciliées ordinaires et des cellules mucipares, FIG. 15. Les cellules ciliées sont plutôt rares qu'abondantes. Elles sont disséminées, soit isolément, soit par petits groupes, au milieu des cellules ordinaires.

Celles-ci possèdent un plateau plus ou moins épais suivant les régions, parfois fort nettement strié.

Les cellules mucipares sont identiques à celles de l'épithélium extérieur. Chez les *Unio*, ces cellules prennent un aspect différent, FIG. 58, et deviennent très nombreuses.

Signalons ici l'existence chez les najades de volumineuses papilles sur les commissures interlamellaires inférieures. Elles portent des cellules ciliées et des cellules mucipares en grand nombre; celles que reproduit la FIG. 58 gisaient à peu de distance de ces papilles.

Ajoutons un détail anatomique : nous avons observé dans cette région, chez l'*Anodonta cellensis*, des pores traversant le tissu des commissures interlamellaires. Les compartiments verticaux de la cavité interlamellaire ne sont donc pas sans communication dans cette espèce.

(1) KOLLMANN : Archiv fur mikr. Anat., 1876.

4° *Épithélium mitoyen.*

On se rappelle que nous avons donné ce nom à une lame qui, partant du fond des sillons qui découpent en dentelures le bord libre de certaines branchies, s'étend à travers les tissus mésoblastiques de la commissure marginale ou du sillon.

Ces lames, au fond du sillon, se divisent en deux feuillets, qui se continuent chacun avec l'épithélium de la face interne des protubérances marginales. En réalité, il faut les considérer comme résultant de la fusion de deux lames épithéliales appartenant à deux segments voisins.

Dans la lame branchiale interne, elles traversent complétement la commissure marginale et vont se souder à l'épithélium du plafond de la cavité interlamellaire, FIG. 6. Dans la branchie externe, il est des endroits où elles ne descendent pas aussi bas, FIG. 7; les tissus mésoblastiques sont alors en continuité directe dans la moitié inférieure de la commissure.

Chez le *Cyclas*, les lames mitoyennes sont complètes dans les deux branchies, FIG. 74, *cms*.

Enfin, dans l'*Ostrea* et la *Dreyssena*, elles n'existent pas; la concrescence est complète.

La structure de cette lame de fusion est en rapport avec son origine. En certains endroits, où elle est mince, la compénétration des deux épithéliums paraît complète, et le mélange de leurs éléments parfait; il n'y a alors qu'une seule assise de cellules, FIG. 15, *epm*. Mais, sur la plus grande partie de son étendue, les cellules y sont moins bien ordonnées; on en trouve sur la section du feuillet tantôt deux superposées, tantôt une seule, et la lame figure un mur très irrégulièrement maçonné.

En d'autres endroits, vers le haut, il y a sur une certaine longueur deux feuillets distincts, mais intimement adhérents. Enfin, à un point donné, ces deux couches se séparent brusquement, FIG. 15.

Les cellules mitoyennes sont presque toujours gorgées de sphérules colorées, dont nous ne connaissons pas la réaction, FIG. 15.

C'est un fait remarquable et peut-être unique que l'existence de cette lame épithéliale englobée dans un tissu continu qui la couvre sur ses deux faces. On ne peut l'expliquer que par la théorie de la concrescence segmentaire. Elle fournit à cette théorie un solide soutien et, à ce point de vue, elle nous semble avoir une importance morphologique considérable.

5° *Question de l'endothélium* (1).

Bonnet admet partout un endothélium bien marqué dans les cavités de la branchie. Von Haren, en parlant du *Pecten*, dit que c'est l'endothélium qui est pigmenté, et il ajoute « que la présence des granules pigmentaires rend l'observation de l'endothélium très facile et enlève tout doute par rapport à l'existence de ce dernier. »

Menegaux admet que l'endothélium existe partout. D'après cet auteur, il devrait même recouvrir les piliers de la branchie. D'un autre côté, Pelseneer n'en admet pas la moindre trace, et il croit que les noyaux que l'on voit parfois appliqués contre la substançe de soutien sont probablement des globules sanguins aplatis.

Sans vouloir nous prononcer tout à fait contre l'opinion qui admet des endothéliums dans les branchies, nous dirons que nous n'en avons jamais vu.

Najades.

Dans les plus belles préparations au nitrate d'argent, nous avons constamment observé que l'*épithélium* se réduit, et nous avons vu dans ces cas des figures comme celles de Kollmann et de Menegaux. Mais, insistons sur ce point, ces figures appartiennent aux épithéliums. C'est la conclusion à laquelle nous a conduit l'analyse la plus minutieuse, à l'aide des objectifs apochromatiques à immersion homogène de Zeiss, sur des objets réduits dans la perfection. *Jamais nous n'avons vu de ces apparences à des endroits où la paroi vasculaire n'est pas appliquée immédiatement sur l'épithélium.* Notre fig. **52** reproduit l'épithélium d'un pore aquifère traité à l'argent.

A l'aide des fig. **51** et **54**, on peut se rendre compte de l'aspect que prend l'épithélium dans le voisinage des lacunes sanguines et de leurs piliers.

La fig. **51** nous montre l'épithélium de l'intérieur d'un pore aquifère, la fig. **54** de l'intérieur des lacunes sanguines.

D'autre part, nous pensons que les noyaux que l'on voit parfois appliqués contre la substance de soutien, et qui diffèrent énormément des globules sanguins accolés à cette même surface, sont des noyaux de cellules muqueuses analogues à celles des piliers, fig. **35**, **39** et **45**.

La fig. **48** reproduit assez bien la surface interne d'un vaisseau de gros calibre. Cette figure est prise dans une préparation, dont la réduction avait admirablement réussi.

---

(1) Une partie de ces recherches a été poursuivie au laboratoire zoologique de la *Nederlandsche Dierkundige Vereeniging* au Helder. Nous nous faisons un devoir de présenter nos remercîments à Mr Hoek pour l'excellent accueil qu'il a bien voulu nous faire.

Nous pouvons dire la même chose des eulamellibranches en général. Nos recherches ont porté sur une grande quantité d'espèces intéressantes, recueillies à Arcachon. A ce propos, nous sommes heureux d'exprimer toute notre gratitude à Mr Viallanes, le savant et dévoué directeur du laboratoire de la *Société scientifique d'Arcachon*. Nous lui devons d'avoir rencontré les meilleures conditions de travail dans cette station si riche en mollusques acéphales.

Mytilus et Pecten.

Pour ce qui regarde les lamellibranches à filaments libres, nous ne voudrions pas encore émettre une opinion générale.

Nous sommes cependant certain d'avoir vu des réductions parfaites dans les *Mytilus* et les *Pecten*, et de n'y avoir *jamais* rencontré un véritable endothélium.

Les FIG. **79**, **80**, **81**, sont prises dans le *Mytilus edulis*. A première vue, nous fûmes induit en erreur par la forme véritablement endothéliale des cellules, mais 1° sur les coupes on ne rencontre jamais un nombre de noyaux suffisant à l'intérieur du filament, et 2° les contours de ces cellules se poursuivent jusqu'au bord du filament et passent à des cellules, dont la forme nous est bien connue : les cellules latérales, *ct*, et les cellules des coins, *dc*, ainsi que les cellules des tubercules, *dq*, FIG. **82**.

Nous avouons volontiers qu'il n'est guère facile d'obtenir des réductions complètes, et surtout de mettre, dans ces conditions, les contours des cellules ciliées en évidence. Une longue expérience nous a prouvé qu'on obtient les résultats les plus satisfaisants en opérant comme il suit. Après une fixation *rapide* à l'acide osmique à 0,25 o/o et un lavage *rapide* à l'eau distillée, on inonde les filaments d'une solution à 0,75 o/o de nitrate d'argent. Après une minute, on enlève le nitrate qui se précipite encore sous l'influence du chlorure de sodium de l'eau de mer, on lave à grande eau et on sépare ainsi les filaments. On replonge dans une nouvelle quantité de la solution d'argent et, après deux minutes d'imprégnation, on lave et l'on expose au soleil ou à la lumière diffuse. Quand la réduction est opérée, on plonge les filaments que l'on veut utiliser immédiatement dans une solution faible de potasse ou d'eau de javelle ; de cette façon les impuretés provenant des cils et des cellules caliciformes sont dissoutes. Enfin, on monte dans la solution glycérinée.

Quand on examine à plat de ces filaments parfaitement réduits, on ne voit jamais, en abaissant la vis micrométrique, que deux plans de cellules réduites, tandis qu'on devrait en voir quatre, si les filaments possédaient un endothélium. Tout ce que l'on voit, ce sont des traînées informes provenant de la réduction des cellules muqueuses.

BIBLIOGRAPHIE

1 *Adams, A. et H.* : The Genera of recent Mollusca, 1858.

2 *Adler and Albany Hancock* : On the Branchial Currents in Pholas and Mya; Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1851-52 et 55.

3 *Agassiz, A.* : Ueber das Wassergefässsystem der Mollusken; Zeitschr. f. wiss. Zool., 1856.

4 *Apathy* : 1° Studien über die Hist. d. Najaden; Biol. Centrbl., VII.
2° Nat. Abh. Ung. Akad., Bd. XIV.

5 *Aubert* : Ueber das Wass d. Moll; Zeitsch. f. wiss. Zool., 1855.

6 *Balfour* : Traité d'Embryologie et d'organogénie comparées, 1885.

7 *Bergh, Rud.* : Bidrag til Kundskab om Phillidierne; Naturh. Tidskrift, vol 5.

8 *Bojanus* : Mém. sur les organes respir. et circul. des coquilles bivalves; Journ. de Phys., 1819.

9 *Boll* : Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus; Arch. f. m. Anat., Bd. 4, Suppl.

10 *Bonnet* : Bau u. Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme; Morph. Jahrb., 1876.

11 *Braun* : Jahrb. d. Deutschen Malakol. Gesellsch., t V, 1858.

12 *Brock* : Untersuchungen über interstitielle Bindesubstanze der Moll.; Zeitsch f. wiss. Zool., 1883.

13 *Bronn* : Klassen u Ordnungen, etc., 1862.

14 *Brooks, W. K.* : The development of american Oyster; Stud. of Labor. J. Hopkins Univ., 1880.

15 *Carus* : Lehrb. der vergl. Zootomie, 1834.

16 *Carlet* : Précis de Zoologie médicale.

17 *Chatin* : Nerfs qui naissent des ganglions postérieurs chez les anodontes; Comp. rend. de la Soc. biol., 8e sér., tome V.

18 *Claus* : Traité de Zoologie, 1884.

19 *Deshayes* : 1° Hist Nat. des Moll., 1848.
2° Traité élémentaire de Conchyliologie, 1857.

20 *Dogiel* : Die Muskeln u. Nerven, etc.; Arch. f. mik. Anat., 1877.

21 *W. Eben* : De weekdieren van Belgie, 1884.

22 *Engelmann* : Zur Anat. u. Phys. der Flimmerz.; Arch. f. Phys. Pflüger, 1880, et Hermann's Handbuch der Physiologie.
23 *Ermann* : Wahrnehmungen über das Blut einiger Mollusken; Abh. der Acad. Berlin, 1816.
24 *Philippi* : Enumeratio Moll. Siciliæ; Berolini, 1836.
25 *Fischer* : 1° Etude des Pholades; J. de Conchyliologie, 1860.
2° Sur l'animal de la Perne; ibid., 1861.
3° Sur l'animal des Hinnites; ibid. 1862.
4° Manuel de Conchyliologie, 1883.
26 *Flemming* : 1° Entwickel. der Najaden; Sitzb. Wiener Akad., 1875.
2° Ueber Bindesubst. u. Gefässwandung, etc. ; Arch. f. mikr. Anat., 1877.
3° Ueber d. Blutz. d. Acephalen; Arch. f. mikr. Anat., 1878.
4° Bemerk. über Blutbahn bei Najaden u. Mytiliden; Zeitsch. f. wiss. Zool., 1884.
27 *Fol* : Anat. micr. du Dentale; Arch. de Zool. exp., Ser. 2, t. VII.
28 *Forel* : Beiträge f. Entwick der Najaden, Würzbourg, 1867.
29 *Ganin* : Embryol. Blättern Moll.; Warschauer Universitätsbl., 1873, n° 1.
30 *Garner* : On the anat. of Lamel. Conch.; Trans. of zool. Soc., 1836, 1841 et 1848.
31 *Goette* : Embryonale Entwick. Anodonta; Zeitsch. f. wiss. Zool., 1891.
32 *Griesbach, H.* : Ueber den Bau des Boj. Org. der Teichm.; Arch. f. Naturg., 1877.
33 *Hatschek* : Ueb. Entwick. von Teredo; Arb. Zool. Inst. Wien, tome 3.
34 *Hoek* : Organes génit. de l'huître, 1884; Tijdschrift der Ned. Dierk. Vereen.
35 *Horst* : 1° Sur le Byssus des Dreyssena polym; Vergl. Bericht. f. 1887.
2° Embryol. de l'huitre; Tijdschr. N. D. V., suppl., d. I.
36 *Jackson* : The development of the Oyster; Proceed. of the Boston Soc., 1888.
37 *Kollmann* : Bindesubst. d. Aceph; Arch. f. mikr. Anat., 1877.
38 *Lacaze-Duthiers* : Mem. sur le dév. des branchies des acépales; Comptes R., 1854, et Mém. sur le développement des branchies de sAcéph. Lamell; Ann. Sciences natur., 1856.

39 *Langer* : Das Gefässsystem der Teichmuschel; Deutsch. Math. Nat. Cl. k. Akad. Wiss. Wien, 1856.

40 *R. Lankester* : 1° Encyclop. Brit. : Mollusca, vol. XVI.
2° Summary of Zoological observ. made at Napels in 1871-72; Ann. a. mag. o. Nat. Hist.

41 *Leydig* : Ueber Cyclas cornea; Müller's Arch., 1855.

42 *Meckel, J. F.* : Syst. der vergleich. Anat., 1833.

43 *Menegaux, A.* : Recherches sur la circulation des lamellibranches marins, 1890.

44 *Milne Edwards* : App. circ. des Moll.; Ann. des Sc. Natur., 1845-47.

45 *Mitsukuri* : On the structure a. significance of some aberrant Forms of Lamel. Gills; Quat. Journ. of mic. Sc., 1881.

46 *Neumayer* : Sur l'origine des Najades.

47 *Osborn* : On the Gill in some Forms of Pros. Moll.; Stud. fr. Biol. Lab. John's Hopkins Univ., Vol. III.

48 *Peck, Holman* : The minute Structure of the Gills of Lamell. Mollusca; Quat. Journ. of micr. Sc., 1877.

49 *Pelseneer, Paul* : 1° Report on the anat. of Deep Sea Moll.; Zool. Challeng., p. LXXIV.
2° Les Pélécypodes sans branchies, Comptes Rend., 1889.
3° Sur la class. phyl. des Pélécypodes; Bull. de la Fr. et de la Belg., 1889.
4° Contributions à l'étude des Lamellibranches; Archiv. de Biol., 1891.

50 *Penrose* : On the Solen legumen; Report of Brit. Assoc., 1881.

51 *Posner, C.* : Ueber den Bau der Najadenkiemen; Arch. f. mikr. Anat., 1875-77.

52 *Purdie* : The an. of the commun mussel; Stud. in biol. of New-Zealand, stud. n° 3.

53 *Quain* : Elements of Anatomy; vol. Histologie, Schäfer, 1891.

54 *De Quatrefages* : Anatomie du Taret; An. Sc. Nat., 1848.

55 *Rabl* : Bemerk. über den Bau der Najadenkiemen; Ienaische Zeitschr., Bd. XI.

56 *Roule, L.* : Sur quelques particularités des Moll. Acéph.; Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1887.

57 *Sabatier* : Anatomie de la moule commune; Ann. des Sc. nat., 1877.

58 *Schierholz* : Ueber Entwick. der Unioniden; Denkschr. Akad. Wien, 1888.

59 *Schmidt* : Postembryonale Entwick. d. Najaden; Arch. f. mikr. Anat., 1885.

60 *Schmidt, O.* : Ueber Cyclas; Müller's Arch., 1854.

61 *Siebold* et *Stannius* : Lehrb. der vergleichenden Anat., 1848.

62 *Simpson* : Anat. a. Phys. of Anod. fluvia; 35. Rep. New-York State mus. nat. hist.

63 *Sluiter, C.* : Beiträge z. Kennt. d. Baues d. Kiemen b. d. Lamel.; Niederl. Arch. f. Zool., Bd. IV.

64 *Steinmann* : Ueber Schalen- u. Kalksteinbildung; Ber. nat. Ges. Freiburg, Bd. 4.

65 *Stephanoff, Paul* : Ueber Geschlechtsorg. u. d. Entwick v. Cyclas; Arch. f. Naturgesch., 1865.

66 *Swammerdam* : Biblia naturæ.

67 *Tennisson Woods* : Proc. R. Soc. N. S. Wales, Vol 22, t. 3—14.

68 *Unger, F. F.* : Anat. Phys. Unters. über Anod. Anat.; Inaugur. Diss., Wien, 1827.

69 *Valenciennes* : Nouv. obs. sur les feuillets br. des acéphales; Comptes rendus, 1845.

70 *Vogt et Yung* : Traité d'Anat. comparée. — Mollusques.

71 *Von Haren Noman* : Die Lamellibr.; Tijdchr. Ned. Dierk., V. 1881.

72 *Von Hessling* : Die Perlmuscheln u. i. Perlen; 1859.

73 *Von Ihering* : Ueber die Ontogenie von Cyclas; Zeitschr. f. wiss. Zool., 1876.

74 *Von Rengarten* : De Anodontae vasorum systemate, 1853.

75 *Wagner, Rud.* : Lehrb. d. vergl. Anat., 1834.

76 *Wegmann* : Contrib. à l'histoire des haliotides; Arch. de zool. expérim., 1884.

77 *Williams* : On the mecan. of resp. in inv. anim.; Ann. a. mag. of N. H., 1854.

78 *Ziegler* : Die Entwick. von Cyclas cornea; Zeitsch. f. wiss. Zool., 1885.

EXPLICATION DES FIGURES.

Grossissements. *Les figures* 1 *à* 5 *sont faites d'après des microphotographies, leurs grossissements sont, à peu près, de* 25 *fig.* 1, *de* 125 *fig.* 2, 3 *et* 4 *et de* 80 *fig.* 5.

Ceux des reconstructions fig. 6, 7 *et* 8 *sont de* 170 *à peu près* (*réduction d'originaux* 2 *fois aussi grands*).

Fig. 9 *à* 14, 16 *à* 20, 23 *et* 24, 32 *à* 41, 44, 52 *et* 53 : *Obj.* 1/12 *imm. hom., oc.* 4, *réduites de moitié.*

Fig. 15, *même grossissement, réduite des* 2/3.

Fig. 27 *à* 31 *et* 56 *à* 59 : *obj.* 2,5 *apoc. im. aq., oc.* 8, *réduites de moitié.*

Fig. 54, *même grossissement, réduite de* 1/3.

Fig. 90, 100, *même grossissement, non réduites.*

Fig. 25 *et* 26, *obj.* 2,5 *apoc. im. aq., oc.* 12, *réduites de* 1/2.

Fig. 98, *même grossissement, réduite de* 1/3.

Fig. 48, 51 *et* 55, *obj. DD, oc.* 4, *réduites de* 1/2.

Fig. 42, 43, 63, 75, 76, *même grossissement, réduites de* 1/3.

Fig. 89, 91, 95, 96, 97, *même grossissement, non réduites.*

Fig. 21, 22, 49, 83, 101 *à* 103, *obj. DD, oc.* 2, *réduites de* 1/2.

Fig. 61, 84 *à* 87, 92 *à* 94, 99, *même grossissement, réduites de* 1/3.

Fig. 88, *même grossissement, non réduite.*

Fig. 64 *à* 67 *et* 71 *à* 73, *obj. A, oc.* 2, *non réduites.*

Fig. 69, *même grossissement, réduite de* 1/4.

Fig 60, *obj. A, oc.* 1, *non réduite.*

Toutes les figures, hormis les figures schématiques, indiquées comme telles, et les figures d'après photographies, ont été prises au prisme Nachet sur un pupitre incliné, à 25 *centimètres de l'œil.*

Objectifs et oculaires de Zeiss.

Anodonta anatina.

FIG. **1.** Coupe transversale derrière le pied :

SD, segments droits ;

SR, segments réfléchis internes ;

SR', segments réfléchis externes ;

sin, sillon que nous appelons, en acceptant les idées de Mitsukuri et de Pelseneer, sillon intrabranchial ;

S, arp, sillon formé par l'union des segments refléchis internes des deux branchies en arrière du pied;

ci, cavité interlamellaire;

SB. *SB'*, siphons branchiaux;

AF, vaisseau branchial afférent;

EF, vaisseau branchial efférent;

iaf, canal interafférent;

ief, canal interefférent;

M, manteau;

OB, organe de BOJANUS;

MA, muscle adducteur des valves.

FIG. 2. Coupe longitudinale de la branchie, entamant transversalement les segments au niveau de la ligne B, FIG. 6. *Br*, bourgeons apicaux; *s*, sillon apical; *cm*, commissure intersegmentaire.

FIG. 3. Coupe analogue à la précédente, mais passant un peu plus bas, au niveau de la ligne *D*, FIG. 6. On y voit du côté droit la section de l'épithélium mitoyen.

FIG. 4. Coupe prise à un niveau de beaucoup inférieur à celui de la précédente. *S*, septum interlamellaire ou commissure intrasegmentaire; *ci*, cavité interlamellaire; *caf*, canal afférent; *cef*, canal efférent; *iaf*, canal interafférent; *ief*, canal interefférent; *pa*, pores aquifères; *min*, concrétions minérales.

FIG. 5. Coupe à travers les deux lames d'une branchie. *Sd*, segments droits qui, soudés entre eux, comme on le voit dans la moitié supérieure, forment les feuillets droits ou lamelles droites des auteurs; *SR*, segments réfléchis internes, formant par leur soudure le feuillet réfléchi; *sr*, segments réfléchis externes; *Br, In*, lame interne de la branchie, branchie interne des auteurs; *Br, Ex*, partie externe de la branchie, branchie externe des auteurs.

Les autres lettres comme dans la FIG. 4.

FIG. 6. Reconstruction. — Vue à plat d'un segment du bord libre de la lame branchiale interne de l'*Anodonta anatina*. *Br*, bourgeon apical; *ca*, canal communicant avec la cavité interlamellaire *ci*; $cm^{1,2,3,4,5}$, commissures intersegmentaires; *cms*, commissure du sillon; $pr^{1,2,3,4}$, pores aquifères; *s*, sillon; *ci*, cavité interlamellaire; A^9, ligne indiquant l'intersection du plan de la FIG. 9; B^{10}, idem de la FIG. 10; C^{11}, idem de la FIG. 11; D^{15}, idem de la FIG. 15. Il faut remarquer que les commissures, *cm*, ne gardent pas partout les mêmes dimensions.

FIG. 7. Reconstruction. — Vue à plat d'un segment, près du bord libre de la lame branchiale externe. Le segment est choisi au milieu de la branchie.

FIG. 8. Reconstruction. — Vue à plat d'un segment du bord libre de la lame branchiale externe. Segment de la partie postérieure près du siphon.

FIG. 9. Coupe entamant à peine les bourgeons, *Br*, FIG. 6, A^9. Cette coupe — comme celles qui suivent, à moins d'indication contraire — est longitudinale par rapport à la branchie et perpendiculaire par rapport au grand axe des segments branchiaux. Le plan de cette figure passe suivant A^9, FIG. 6. *ap*, cellules épithéliales

apicales, sous lesquelles on trouve un cordon apical, *cor*, formé par des cellules allongées. Ces cellules ne se trouvent qu'à cet endroit; *pil*, piliers interlaminaires; *gls*, cellules du sang; *gls''*, globules sanguins chargés de granules brun foncé.

FIG. 10. Coupe orientée comme celle de la FIG. 9, un peu plus bas dans le bourgeon apical, FIG. 6, B^{10}; lettres comme à la FIG. 9.

FIG. 11. Coupe passant dans le bourgeon apical, à l'endroit d'incurvation de la bande des cellules épithéliales, C^{11}, FIG. 6. *ap*, cellules apicales; *dc*, cellules des coins; *na*, cellules intercalaires; *ct*, cellules latérales. Ces cellules sont presque toutes coupées obliquement. Les cellules des coins s'y voient par leur côté le moins large. Les cellules latérales ont leurs cils repliés vers l'intérieur de la courbe; *lac*, lames conjuguées, dont la première apparition se fait ici. Le reste comme dans la FIG. 9.

FIG. 12. Coupe passant à travers la première commissure intersegmentaire cm^1, FIG. 6. *f. conj*, les *faisceaux de conjugaison*, formés très clairement ici par des piliers interlaminaires. Des prolongements de ces piliers pénètrent dans les *lames conjuguées*, *lac*, les traversent et s'en vont rejoindre les lames du segment voisin. Ce sont les *ligaments intersegmentaires lin*; *ca*, canal, voir FIG. 6, *ca*; *v*, cellule vibratile isolée au milieu des éléments qui tapissent le canal.

FIG. 13. Coupe passant par cm^4, FIG. 6. *lac*, lames conjuguées qui renferment les baguettes, *bag*, apparaissant ici pour la première fois; *f. conj*, faisceaux de conjugaison; *lin*, ligament intersegmentaire; *pil*, piliers interlaminaires. On voit qu'ils envoient des prolongements dans le sens des stries des lames conjuguées; *c. in*, cellule interlacunaire; *gls*, cellule du sang; *gls''*, cellules du sang à granules brun foncé.

FIG. 14. Coupe passant par cm^5, FIG. 6. *f. conj*, les faisceaux de conjugaison s'aplatissant; *lin*, ligament intersegmentaire renfermant deux cellules à prolongement, probablement des cellules interlacunaires; *gls*, cellule du sang; *lac*, lame conjuguée.

FIG. 15. Coupe passant par *D* 15, FIG. 6.

ap, cellules apicales;

dc, cellules des coins se voyant ici de champ;

na, cellules intercalaires;

ct, cellules latérales;

cal, cellules caliciformes;

v, cellules vibratiles disséminées dans le canal aquifère *ca*;

lac, lames conjuguées réunies dans un même segment par les faisceaux de conjugaison, *f. conj*, visiblement formés encore ici par des

pil, piliers interlaminaires;

pil', piliers interlaminaires dans les crètes; la ligne indicatrice est fautive et indique un globule du sang;

cin, cellules interlacunaires;

lin, ligament intersegmentaire enrobant une cellule du sang *gl, s*, ainsi que d'autres cellules;

n, cellules interlacunaires enrobées dans les ligaments;

epm, épithélium mitoyen qui forme la commissure du sillon, *cms*, FIG. 6.

FIG. **16**. Coupe d'un segment de la partie moyenne de la branchie passant à travers les faisceaux et les ligaments. *A*, ligaments dont l'entrecroisement se fait perpendiculairement au plan de la coupe; ils se voient mieux FIG. **55**; *B*, ligaments entrecroisés dans le plan de la coupe; *D*, partie supérieure où l'on rencontre la plus grande quantité de fibres droites; *C*, la partie interne où s'observent des fibres très grosses, ayant un indice de réfraction plus fort, parmi lesquelles quelques-unes, *fu*, affectent la forme de fuseaux et ressemblent à des fibres élastiques. D'autres, *in*, ont plutôt l'aspect de cellules interlacunaires ordinaires et envoient de nombreux prolongements dans le ligament; *f. con*, faisceau de conjugaison. La cellule indiquée est remarquable par le grand nombre de prolongements qu'elle envoie à travers les lames conjuguées *lac*.

FIG. **17**. Coupe d'un segment en dehors des endroits où se trouvent les ligaments intersegmentaires; *ap*, cellules apicales dont les cils ne sont pas dans le plan de la coupe, mais sont recourbés; *dc*, cellules des coins, celle de droite indique la direction le plus ordinaire de leurs cils. Du côté opposé, les cils ont été coupés transversalement; *ct*, cellules latérales; *ct'*, direction normale; *na*, cellules intercalaires; *cal*, cellules caliciformes; *lac*, lames conjuguées; *bag*, baguettes; *cin*, cellules interlacunaires; *gls''*, cellule du sang avec granules.

FIG. **18**. Coupe de la branche refléchie d'un segment peu au-dessus de l'endroit, où les lames conjuguées se terminent dans un massif de cellules muqueuses. *lac*, les lames conjuguées qui s'effilochent et se réunissent de segment à segment. Plus bas, les baguettes, *bag*, se soudent aussi en faisant un coude; *sm*, substance muqueuse; *sm'* idem à la place où se trouvent plus haut les ligaments intersegmentaires; *sm''*, substance muqueuse à l'endroit où l'on rencontre plus haut les faisceaux de conjugaison.

FIG. **19**. Coupe d'un segment vers le bas de la branchie, à un endroit où il n'y a pas de faisceaux. *cin*, cellules interlacunaires; *lac*, lames conjuguées; *bag*, les baguettes calcifiées, ainsi que les concrétions minérales, *min*. sont décalcifiées, on y remarque les stries concentriques.

FIG. **20**. Coupe des segments à la base de la branchie au fond du sillon intrabranchial compris entre les deux feuillets droits d'un couple branchial; *bag*, les baguettes remplissent presque complétement les lames conjuguées, *lac*, qui s'effilochent dans une substance muqueuse, *sm'*, que l'on trouve entre deux segments voisins *sg* et *sg'*; *sm*, substance muqueuse; *sm''*, substance muqueuse au niveau des faisceaux de conjugaison.

FIG. **21**. Coupe transversale à travers le sillon intrabranchial *S. imbr*. *bag*, baguette fracturée entamée dans sa portion courbe passant sous le sillon intrabranchial; *lac*, les lames conjuguées s'effilochent dans une substance muqueuse; *min*, concrétions minérales.

FIG. **22**. Coupe transversale des deux lamelles réfléchies à leur point de jonction en arrière du pied: *bag*, les baguettes calcifiées se perdent dans une substance muqueuse, *sm*, où elles se terminent en pointe; *S. arp*, sillon en arrière du pied, véritable sillon interbranchial; *epl*, épithélium latéral d'une crête segmentaire; *AF*, vaisseau branchial afférent.

FIG. **23.** Coupe transversale d'un segment vers le bord libre de la branchie externe; *pil*, piliers interlaminaires avec nombreux prolongements dans les lames conjuguées *lac*; *cin*, cellules interlacunaire; *gls*, globule sanguin; *gls'*, globules sanguins renfermant des enclaves albuminoïdes; *gls''*, globules sanguins renfermant des granules brun foncé.

FIG. **24.** Coupe transversale à travers une lame conjuguée, *lac*, voisine du bord libre; *sm*, substance muqueuse en continuité avec la lame; *bag*, baguette; *cin*, cellule interlacunaire.

FIG. **25.** Cellules des coins vues de profil in situ; *pl*, plateau; on y voit les haltères rangées en ligne.

FIG. **26.** Cellule latérale in situ.

FIG. **27** et **28.** Cellules apicales; dissociation par l'alcool 1/3.

FIG. **29** et **30.** Cellules de la cavité interlaminaire en voie de sécrétion.

FIG. **31.** Série de cellules épithéliales de la cavité interlamellaire. Cette figure montre à l'évidence que toutes les cellules ne sont pas vibratiles. Parmi ces dernières, on en voit où le fuseau interne est assez visible.

FIG. **32.** Pilier interlaminaire montrant les détails de la membrane.

FIG. **33** et **34.** Piliers interlaminaires avec prolongements dans les lames conjuguées.

FIG **35** et **36.** Jonction des lames conjuguées sous l'épithélium apical. Elle représente une partie de la paroi du tube segmentaire typique.

FIG. **37.** Commencement de l'action d'un acide sur les baguettes phosphatées. On voit au centre un reste présentant encore l'aspect brillant de la baguette non décalcifiée.

FIG. **38.** Coupe passant à un niveau voisin de celui de la ligne pointillée, *A*, FIG. **44.**

FIG. **39** et **40.** Les baguettes y portent une proéminence se continuant avec la strie principale des lames conjuguées; *lac*, la lame conjuguée.

FIG. **41.** Coupe en *C*, FIG. **44.** La baguette, *bag*, de gauche semble clivée en deux par la grande strie courant dans la lame conjuguée.

FIG. **42** et **43.** Les stries des baguettes, *bag*, n'y sont pas concentriques, mais excentriques, ou tout au plus concentriques par rapport à un point situé à l'extérieur de la baguette.

FIG. **44.** Baguettes calcifiée, *bag*, vue à plat. A^{38}, B^{45}, C^{47}, lignes d'intersection des FIG. **38**, **45** et **47**; *lin*, ligaments intersegmentaires coupés transversalement montrant la grosseur diverse des fibres dont elle se compose.

FIG. **45**, **46**, **47.** Coupes passant à divers niveaux d'une baguette.

FIG. **48.** Vue à plat de la paroi d'un vaisseau noté, *caf*, canal afférent, FIG. **4** et **5.**

Anodonta cellensis.

FIG. **49.** Coupe à plat à travers la partie moyenne d'un feuillet branchial. On y remarque la disposition des concrétions minérales. Les segments ont leur grand axe suivant les lignes ponctuées *AB*. Le vaisseau interefférent, *ief*, FIG. **4** et **5**,

passerait, perpendiculairement à cette direction, au-dessus des concrétions. En haut et en bas, ces concrétions touchent l'épithélium, *pr*, des pores aquifères. De cette façon se trouvent limités des canalicules transverses, *cat*.

FIG. 50. Cellule sanguine renfermant des granulations d'un brun-noir analogues à celles des cellules du corps de Bojanus.

FIG. 51. Pore aquifère coupé un peu obliquement de manière à faire voir la coupe transversale de son épithélium, *ep.po*, et en *b*, ce même épithélium vu de face; *pil*, piliers interlaminaires dont le pied s'étale sur la face interne de l'épithélium du pore. Nitrate d'argent.

FIG. 52. Cellules épithéliales des pores aquifères imprégnées de nitrate d'argent.

FIG. 53. Coupe d'un segment au milieu des faisceaux de conjugaison *fcon*, dont les cellules envoient de gros prolongements dans la substance des lames conjuguées, *lac*; *lin*, ligaments intersegmentaires, dont la partie inférieure est couverte par des fuseaux ressemblant à des fibres élastiques, qui à cet endroit, *c*, forment en même temps le revêtement des canaux interefférents.

FIG. 54. Un canalicule transverse vu sous un très fort grossissement. *ep.po*, épithélium du pore aquifère présentant l'aspect d'un endothélium, il est vu de l'intérieur du canalicule sanguin traversé par des piliers interlaminaires, *pil*; *n*, noyaux des cellules épithéliales; *n'*, noyaux des piliers.

Unio margaritifer.

FIG. 55. Vue à plat d'un fragment du système de soutien isolé par la macération dans le carbonate de potassium. *A*, ligaments entrecroisés figurés en *A* dans la FIG. 16; *C*, fibres de nature élastique passant plusieurs segments; *f.conj*, faisceaux de conjugaison; *lin*, ligaments intersegmentaires; *bag*, baguettes calcifiées.

FIG. 56. Épithélium des segments. *gl.s'*, cellule sanguine enchassée dans l'épithélium.

FIG. 57. Cellule semblable isolée. Ces cellules sont farcies de matières d'inclusion bien transparentes.

FIG. 58. Épithélium de la cavité interlamellaire tapissant un septum. *cm*, cellules mucipares.

FIG. 59. Coupe d'un segment dans la partie moyenne de l'organe. Les baguettes calcifiées, *bag*, envahissent totalement les lames conjuguées, *lac*, ce qui explique qu'on ne voit point ces dernières dans la FIG. 55; *dc*, cellules des coins très grandes et larges, à cils très puissants; *na*, cellules intercalaires à plateau très fort, formé d'une rangée d'haltères.

Ostrea edulis.

FIG. 60. Coupe perpendiculaire aux crêtes entamant à peine le bord libre. On y remarque la profonde concrescence qui a supprimé toute trace de segmentation, tandis que les plis de la surface sont encore indiqués, surtout à droite où leurs saillies apicales sont entamées par le rasoir; *bg*, bourgeons branchiaux, coupés tout près de leur sommet; *s*, sillon marginal.

FIG. **61**. Coupe de deux vallons au voisinage d'une commissure. *Spr*, segments primaires; *Ss*, segments secondaires; *CR*, commissures unissant directement les segments primaires entre eux. Il y passe des ligaments indiqués seulement par une ligne dans la figure; *cr*, commissures des segments secondaires, avec une partie de la membrane commissurale, *MR*, FIG. **62**, unissant les diverses commissures; *lac*, lames conjuguées; *fn*, filet nerveux.

FIG. **62**. Schéma rendant les détails fournis par la coupe **61** et un grand nombre d'autres non figurés; lettres comme dans la FIG. **61**.

FIG. **63**. Détails histologiques d'un segment primaire *SP* et d'un segment secondaire *Ss*; *lac*, lames conjuguées d'un segment secondaire; *lac'*, idem primaire; *lig*, ligament intersegmentaire; *lig'*, ligament des segments primaires; *fn* et *fn'*, filets nerveux du segment primaire; *ap*, cellules apicales; *dc*, cellules des coins; *na*, cellules intercalaires; *cal*, cellules caliciformes.

Dreyssena polymorpha.

FIG. **64**. Coupe suivant 1, FIG. **68**.
FIG. **65**. » » 2, » »
FIG. **66**. » » 3, » »
FIG. **67**. » » 4, » »

FIG. **68**. Reconstruction (partie supérieure) et schéma (partie inférieure) d'une lame branchiale — *C*, commissure du sillon qui, comme on le voit dans les FIG. **65** et **66**, est une commissure complète, sans épithélium mitoyen; *c'*, *c''*, *c'''*, commissures intersegmentaires. Les flèches dans la partie inférieure nous indiquent qu'une seule ouverture dans la cavité interlamellaire correspond à deux ouvertures de part et d'autre d'un segment. Ces deux pores se réunissent en forme d'entonnoir.

FIG. **69**. Coupe perpendiculaire aux segments branchiaux montrant le détail des pores en forme d'entonnoir.

FIG. **70**. Vue à plat de l'organe : montre les mêmes détails. De part et d'autre, d'un même segment on voit en *p'* deux pores. Ces pores se réunissent et débouchent par une seule ouverture dans la cavité interlamellaire.

Cyclas cornea.

FIG. **71**. Coupe suivant 1 FIG. **74**; cette figure a été renversée par le graveur.
FIG. **72**. » » 2 » »
FIG. **73**. » » 3 » » On voit par ces figures que les segments sont très plats et très serrés.

FIG. **74**. Reconstruction du bord libre. On y remarque la grande différence de grandeur des bourgeons apicaux; *c*, première commissure intersegmentaire; *cms*, commissure du sillon. Comme dans l'anodonte, cette commissure est formée par un épithélium mitoyen; *c'*, *c''*, commissures intersegmentaires. La commissure intrasegmentaire se prolonge très loin. Dans la branchie externe, elle se poursuit jusqu'au siphon branchial à la base de la branchie.

FIG. **75**. Coupe perpendiculaire d'un segment. *lag*, lames conjuguées. Ces lames qui normalement sont réunies sous l'épithélium apical forment ici une gouttière ouverte vers l'intérieur de l'organe; *ap*, épithélium apical; *dc*, cellules des coins; *na*, cellules intercalaires; *ct*, cellules latérales.

FIG. **76**. Coupe d'un segment au niveau d'une commissure; *lag*, lames conjuguées; *f*, *conj*, faisceaux de conjugaison; *lig*, ligament intersegmentaire.

Mytilus edulis.

FIG. **77**. Coupe à travers la partie moyenne d'un segment. La cavité est tapissée d'un tube de substance de soutien qui en bas porte de chaque côté une saillie, reste ancestral du septum. *fn'*, filet nerveux.

FIG. **78**. Coupe près de l'extrémité de la partie refléchie du segment; *sp*, septum, reste de la cloison complète de l'*Arca*, etc.

FIG. **79**, **80**, **81**. Épithélium des faces latérales des segments réduit au nitrate d'argent. Dans la FIG. **81**, on remarque que la membrane superficielle des cellules a subi aussi la réduction.

FIG. **82**. Portion de la face latérale d'un segment. *C*, cellules épithéliales de la partie moyenne du segment; *dg*, cellules des côtes; *ct*, cellules latérales; *na*, cellules intercalaires; *dc*, cellules des coins; *ap*, cellules apicales. Les deux saillies semi-circulaires, *dq*, de gauche appartiennent aux disques ciliés.

N. B. Rappelons que les cellules des côtes, *dg*, à l'endroit indiqué *C*, se réduisent plus facilement que leurs voisines. Si donc l'on n'observe pas les précautions indiquées dans le texte, on obtient en cet endroit seulement des îlots, FIG. **79**, **80**, parfois allongés, FIG. **81**, de cellules réduites que l'on pourrait prendre pour l'endothélium du vaisseau sanguin sous-jacent. Si au contraire la réduction est complète, on voit ces cellules passer insensiblement aux cellules, *ct*, *na*, *dc*, *ap* et *dq*, visibles dans la figure et qui sont des éléments épithéliaux bien connus.

Pecten maximus.

FIG. **83**. La figure représente une coupe perpendiculaire à la branchie, entamant longitudinalement les segments. Elle passe à la base de cet organe et coupe transversalement le sillon intrabranchial. Nous n'avons représenté que la moitié de la figure; l'autre partie est symétrique de celle-ci par rapport à la ligne verticale *FG*. La coupe est faite suivant la ligne *AB* de la FIG. **84**. Elle passe donc entre deux segments primaires et n'entame qu'un seul segment secondaire *SA*.

La partie gauche de la figure montre un des segments primaires *SPr*, non entamé et situé dans un plan inférieur à celui de la coupe. A la droite de ce segment, se voient dix segments secondaires, *SS*, intacts aussi. Enfin en *SA*, on remarque le segment secondaire qui est sectionné, c'est celui qui occupe le sommet de la cannelure, FIG. **84**.

AB, ligne d'intersection du plan de la coupe avec celui de la FIG. **83**;
CD, idem de la FIG. **85**;
EF, idem de la FIG. **88**;
FG, idem de la FIG. **87**;
HG, idem de la FIG. **95**;
SPr, segment primaire qui se trouve en dessous du plan de la coupe;
SS, segments secondaires qui se trouvent en dessous du plan de la coupe;
AF, vaisseau branchial afférent;
EF, vaisseau branchial efférent;
NBr, nerf branchial impair;
M. masse muqueuse formant l'organe de soutien de la branchie;
nl, nerf latéral secondaire pair;
nm, nerf secondaire médian;
f'n'', filets nerveux sortant du nerf branchial impair. Ce filet peut être, soit une branche anastomotique, soit un filet de la gouttière marginale du sinus lamellaire;
fn'', filet de la gouttière marginale;
fn', filets nerveux longeant les vaisseaux ascendants;
f'n', filets nerveux longeant les vaisseaux transverses;
fn, filet nerveux segmentaire du segment *SA*;
cm, canal marginal. Le canal *cm'* semble se retrécir en *cm* avant d'entrer en *O* dans le vaisseau *AF*, ce qui provient de ce que la coupe est pratiquée en avant du segment primaire *SPr*. Si la coupe passait exactement par ce segment, le canal aurait en *cm* la largeur qu'il a maintenant en *cm'*. Ce canal, venant donc d'un plan inférieur à celui de la coupe, passe obliquement par ce plan et se continue en *gm* avec la gouttière marginale. Cette dernière sort elle-même du plan, parce que la gouttière marginale ondule à droite et à gauche du segment *SPr*. Elle repasse par le plan de la coupe en *gm'*;
gm, gouttière marginale. Cette gouttière ne reste pas dans le plan de la figure, elle ondule; on la voit reparaître en *gm'*;
sl, sinus lamellaire;
va, vaisseaux ascendants;
vt, vaisseaux transverses;
ca, canal afférent du segment secondaire;
SA, intéressé dans la coupe;
ce, canal efférent du même segment;
le, lacunes efférentes;
se, sinus efférent;
sp, septum segmentaire;
sp', septum séparant les voies d'arrivée et de retour au niveau des canaux transverses;
epi, épithélium interne des segments;
epa, épithélium apical;
S, septum séparant le sang des vaisseaux branchiaux *AF* à *EF*;

ml, muscle latéral pair;

mr, muscles redresseurs des segments;

me, muscles écarteurs des segments;

t, muscles transverses du septum;

t', muscles transverses de la substance de soutien *M*;

t'', muscles transverses de la membrane séparant le sang des sinus efférents, *se*, d'avec celui des lacunes efférentes, *le*;

l, muscles longitudinaux longeant les vaisseaux afférents ascendants, *va*;

l', muscles longitudinaux de la substance de soutien *M*;

l'', muscles longitudinaux longeant les vaisseaux transverses, *vt*;

m' et *tu*, voyez l'explication des FIG. **87** et **95**.

FIG. **84**. Coupe entamant la branchie longitudinalement et les segments perpendiculairement. Cette coupe est perpendiculaire à celle de la FIG. **83** et son plan coupe celui de cette dernière suivant une ligne marquée *AB*, FIG. **83**;

AB, ligne d'intersection du plan de la coupe **83** avec celui de la coupe **84**; *CD*, idem, de la coupe **88**.

A, *B*, *C*, *b*, *u*, voyez explication des FIG. **92**, **93** et **94**.

fp, filet nerveux de la partie squelettique du segment primaire; ce filet se dirige vers le fond du segment;

S, septum du segment primaire;

pm, piliers muqueux à l'état de relâchement;

pm', idem, de contraction;

gs, gouttière segmentaire;

vt', vaisseau transverse dans le haut de la figure. On voit bien ici qu'il est formé par la réunion des divers canaux afférents des sept segments secondaires que l'on y rencontre. Les autres lettres comme FIG. **83**.

FIG. **85**. Coupe longitudinale de la lame branchiale, marquée par la ligne *CD*, FIG. **83**; les lettres comme FIG. **83** et **84**.

FIG. **86** Coupe parallèle aux précédentes passant au niveau du muscle latéral pair (voyez FIG. **83**, *ml*); *t'''*, quelques fibres musculaires transverses au niveau des canaux ascendants, *va*; les autres lettres comme FIG. **83** et **84**.

FIG. **87**. Coupe perpendiculaire aux pièces squelettiques, sous le sillon intrabranchial; ligne *FG*, FIG. **83**; *tu*, reste des tubes segmentaires; *m*, substance muqueuse des segments primaires; *m'*, idem, secondaires. Ces parties sont les seuls restes internes de la segmentation branchiale. En certains endroits, *m*, on voit la substance muqueuse de divers segments se confondre. Les cannelures sont encore visibles à gauche, c'est-à-dire au fond du sillon intrabranchial.

FIG. **88**. Coupe parallèle à la surface de la branchie, ligne *EF*, de la FIG. **83** et *CD*, de la FIG. **84**. *S*, *S'*, deux segments secondaires, lettres comme FIG. **83**.

FIG. **89**. Segment secondaire en coupe transversale, dans la partie moyenne de la branchie. *ap*, épithélium apical; *cal*, cellule caliciforme remplaçant les cellules des coins; *na*, cellules intercalaires chromatophores; *ct*, cellules latérales vibratiles; *f*, cellules des côtes; *ca*, canal afférent; *ce*, canal efférent; *fn*, filet nerveux; *tu*, tube de soutien; *sp*, septum segmentaire.

FIG. **90**. Segment secondaire en coupe transversale, aux environs du coude d'inflexion. Lettres comme FIG. **89**. *pil*, piliers muqueux traversant le canal sanguin *ce*; *na*, cellules intercalaires renfermant souvent des granules, rougeâtres à frais. Ces mêmes granules se retrouvent en *cr*, cellules chromatophores.

FIG. **91**. Coupe perpendiculaire d'un segment primaire aux environs du coude d'inflexion en dessous de la région qui porte les septums intrasegmentaires. *A'*, ailes des segments primaires; *ct*, cellules épithéliales vibratiles, correspondant aux cellules latérales des segments secondaires; *A*, baguettes muqueuses apicales; *B*, lames muqueuses latérales; *mn*, substance muqueuse des ailes; *ms*, fibres élastiques ou musculaires; *fn'*, filet nerveux du tube des segments primaires; *fn''*, fibres nerveuses du canal afférent, dérivant du filet nerveux de la gouttière marginale.

FIG. **92**, **93** et **94**. Substance de soutien des segments primaires. Ces figures montrent que les substances muqueuses transverses unissant d'ordinaire les lames muqueuses latérales *B* et les lames ailées *C*, en *u* et *u'*, n'existent pas toujours, donc qu'elles ne peuvent pas être considérées comme des septa; *A*, baguettes muqueuses apicales; *B*, lames muqueuses latérales; *C*, lames ailées; *b*, substance muqueuse latérale. Ces trois pièces sont rarement totalement séparées. La séparation des baguettes apicales entre elles et d'avec les lames latérales est presque toujours très nette, FIG. **84**, **85**, **86**, **91**, **92** et **96**. Dans la FIG. **92**, les deux lames latérales sont unies par de la substance muqueuse formant les cloisons *u'*, qui ne sont pas analogues aux septums;

u, substance muqueuse unissant les lames *C*;

u', idem, les lames latérales *B*.

Dans les FIG. **94** et **96**, ces substances ont complètement disparu.

FIG. **95**. Coupe des tubes de soutien au niveau de l'*U* d'inflexion sous le sillon intrabranchial. La coupe est faite suivant un plan perpendiculaire à celui de la FIG. **83**, ligne *G H*; *m m'*, substance muqueuse qui se surajoute aux tubes à ce niveau du côté du sillon intrabranchial; *tu'*, substance muqueuse complétant le tube *tu* qui, plus haut FIG. **85**, **86** et plus bas FIG. **87**, a la forme d'une simple gouttière. *tu'* se voit aussi dans les FIG. **85**, **86** et **97**; *B*, lames muqueuses latérales des segments primaires; *C*, lames ailées soudées.

FIG. **96**. Coupe transversale d'un segment primaire dans la partie moyenne de la branchie. *C*, baguettes ailées du fond de l'organe de soutien (voir FIG. **92**, **93**, **94**); *b*, substance muqueuse latérale; *Sp*, septum composé d'une série de piliers très aplatis se recouvrant; *pm*, piliers muqueux relâchés; *pm'*, piliers contractés; *g*, substance muqueuse de la gouttière marginale; *gm*, gouttière marginale; *sl*, sinus lamellaire; les autres lettres comme FIG. **91**.

FIG. **97**. Coupe d'un segment primaire et de trois segments secondaires au niveau des tubercules unissant les segments. *T*, tubercule; *mu'*, substance muqueuse du tubercule; *un*, épithélium unissant; *tu*, tube muqueux des vaisseaux; *tu'*, tube muqueux moins réfringent; *cav*, cavité du tubercule; *mu*, substance muqueuse transverse unissant les deux ailes du segment primaire *A'*.

Pecten varius.

FIG. **98**. Épithélium unissant les segments au niveau de leur coude d'inflexion (bord libre de la branchie). *pil*, *pil''*, piliers.

FIG. **99**. Substance de soutien d'un segment primaire coupé en long suivant un plan parallèle à celui de la FIG. **83**, lettres comme dans la FIG. **92**. Les lignes ponctuées indiquent les plans d'intersection des FIG. **94**, **93**, **85**, **86** et **92**.

Pecten jacobæus.

FIG. **100**. Segment secondaire dans la partie moyenne de l'organe. *caf*, canal afférent; *cef*, canal efférent; *db*, cellules apicales; *cal*, cellules caliciformes; *na*, cellules intercalaires; *ct*, cellules latérales; *sds*, tube muqueux, substance de soutien; *dc*, disques ciliés dont les cils servent à réunir les segments; *sp*, septum; *pil*, piliers muqueux; *cr*, cellules à granules rouges.

FIG. **101**. Un segment primaire aux environs du coude d'inflexion réuni par les disques ciliés, *dc*, à un segment secondaire. *cm*, commissure intrasegmentaire; lettres comme dans la FIG. **100**.

FIG. **102** Un segment primaire un peu plus bas.

FIG. **103**. Un segment primaire au niveau du sinus lamellaire, *SL*; lettres comme dans la FIG. **100**

Figures de auteurs.

FIG. **104**. POSNER, FIG. 3. *Anodonta*. Querschnitt durch eine Kiemenleiste und das unmittelbar austossende Lamellengewebe. Obj. VII, *oc. O*; *bk*, Bindegewebekörperchen, in den Balken lagernd und von Pigment umgeben; *bl*, Blutkörperchen in den lakunären Räumen. *cz* die Cylinder; *ez* die « einfach durchbohrten », *fz* die flachen Zellen des Flimmerepithels. Die übrigen Bezeichnungen wie oben — Härtung in 1 o/o Osmiumsäure; *e*, chitinstäbchen; *d*, venösen Gefässe; *a*, Interlamellarraum; *b*, die zu denselben führenden Wassercanäle.

FIG. **105**. POSNER, FIG. 21. *Pecten varius.*

FIG. **106**. BONNET. *Pecten jacobæus.* Querschnitt einer Kiemencoulisse. Vergr. 100. *HC*, Halbcoulisse mit ihren Röhrchen; *SG*, Stützgerüst; *H*, Hufeisenförmiger vorderer Abschnitt desselben; *X*, Xförmiger Abschnitt desselben; *BS*, Bindesubstanz, welche beide zu einem verbindet; *AC*, gerader abführender Canal; *AC'*, gewundener abführender Canal; *FG*, Faltengefäss.

FIG. **107**. PECK, FIG. 13. Transverse section through two filaments (nous n'avons représenté qu'un de ces 2 filaments) and subjacent subfilamentar tissue taken at the horizon of a transverse interfilamentar junction. The reduction of the chitinous deposit with the transverse fibres and the character of the subfilamentar lacunar tissue are well seen.

TABLE DES MATIÈRES.


Planche I

Planche II

Planche III.

82

83

84

85

86

87

89

90

91

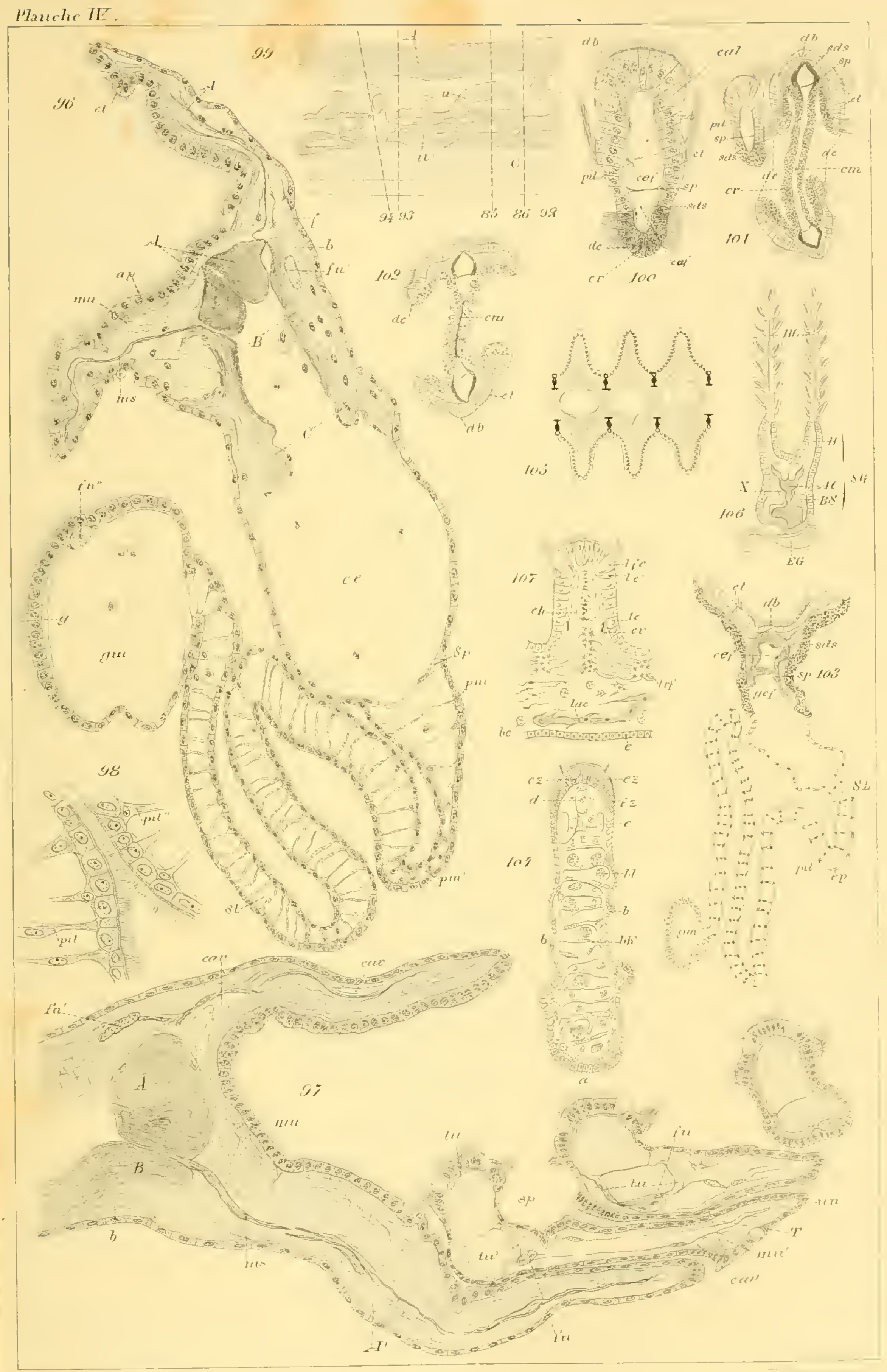
92

93

94

95

Planche IV.



CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DU MÉCANISME

DE

L'EXCRÉTION CELLULAIRE

PAR

A. VAN GEHUCHTEN
PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Travail déposé le* 15 *octobre* 1892.)

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DU

MÉCANISME DE L'EXCRÉTION CELLULAIRE

Au mois de juillet 1890 (1), nous avons publié un travail assez étendu sur le revêtement épithélial de l'appareil digestif de la larve d'un diptère némocère, la *Ptychoptera contaminata*. Ainsi que nous l'avons fait ressortir dans cette étude, nous avons trouvé, dans les cellules sécrétantes du médi-intestin de cette larve et dans les cellules des huit petites glandes annexes, un excellent objet d'étude pour poursuivre, avec la plus grande facilité, les différentes phases de l'excrétion. Au congrès international de médecine tenu à Berlin au mois d'août de la même année, nous avons présenté, devant les membres de la section d'anatomie (2), les conclusions de notre travail pour autant qu'elles se rapportent aux phénomènes d'excrétion. Nous avons exposé, à la section d'anatomie et à la section de physiologie (3), un certain nombre des préparations qui avaient servi de base à notre travail. Quelques mois plus tard, nous avons résumé nos recherches dans un article paru dans l'Anatomischer Anzeiger sous le titre de „Le mécanisme de la sécrétion" (4).

Depuis la publication de ce travail, nous avons continué nos recherches, variant les objets d'étude dans le but de vérifier si, comme nous le croyions, le processus décrit par nous chez la *Ptychoptera*, avait un caractère de généralité. Nous avons étudié les cellules épithéliales du tube intestinal de la larve de mouche, où nous avons trouvé le même mode d'excrétion.

---

(1) A. Van Gehuchten : *Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata*; La Cellule, t. VII, 1r fasc., 1890.

(2) A. Van Gehuchten : *Le mécanisme de la sécrétion dans l'intestin moyen d'une larve de diptère*; Verhandl des X intern. med Congresses, Bd. II, Abth. I, pp. 5-7, 1890.

(3) Ibid., Bd. II, Abth. II, p. 38,

(4) Anatomischer Anzeiger, Jahrg. VI, pp. 12-25, janvier, 1891.

Pendant notre dernier séjour au laboratoire de zoologie et de physiologie maritime de Concarneau en Bretagne, aux mois d'août et septembre 1890, où, grâce à l'extrême obligeance de Mr G. Pouchet, directeur, et de Mr Fabre-Domergue, le zèlé directeur-adjoint, nous avons pu entreprendre l'étude du tube intestinal de l'*Arenicola piscatorum*, nous avons trouvé dans les deux glandes annexes de la partie antérieure de l'intestin moyen, des phénomènes d'excrétion se rapprochant beaucoup de ceux observés par nous dans le médiintestin de la *Ptychoptera*.

Nous saisissons volontiers cette occasion pour remercier M.M. Pouchet et Fabre-Domergue de l'accueil bienveillant et sympathique dont nous avons été l'objet, à deux reprises, dans la station zoologique de Concarneau.

Pendant le semestre d'hiver de l'année 1890-91, nous avons commencé avec un de nos élèves, l'étude du tube digestif de l'*Ascaris megalocephala*, et là encore nous avons trouvé des phénomènes d'excrétion identiques à ceux décrits chez la *Ptychoptera*.

Le temps nous a manqué pour mener à bonne fin toutes ces recherches. D'autres travaux nous ont fait abandonner, au moins momentanément, nos études sur les cellules sécrétantes. C'est pour ne pas perdre complétement le fruit de nos observations, que nous nous décidons à les publier, quelque incomplètes qu'elles soient, nous réservant d'y revenir et de les compléter à une époque ultérieure.

Depuis 1890, de nouveaux travaux ont été publiés sur le même sujet; les uns confirment en grande partie les résultats auxquels nous sommes arrivé; tandis que les autres, par suite de fâcheux malentendus, mettent en doute la rectitude de nos observations et de nos interprétations. Nous voudrions analyser en quelques mots ces derniers travaux et prouver que leurs auteurs nous ont mal compris et nous ont attribué des faits que nous n'avons nullement avancés.

Tels sont les deux points qui feront l'objet de ce travail.

I.

Le tube intestinal de la larve de mouche est formé des trois parties que l'on rencontre dans l'appareil digestif des insectes : l'intestin antérieur, l'intestin moyen et l'intestin postérieur, FIG. 1.

L'intestin antérieur est grêle et très court, *ia*; il porte comme annexes deux petites glandes salivaires, *gl.s*, et une petite poche vésiculeuse pourvue d'une paroi musculaire très forte. L'intestin moyen forme la partie

principale du tube digestif. Il comprend le proventricule, *pr*, et l'intestin moyen proprement dit, séparés l'un de l'autre par l'embouchure de quatre petites glandes tubulaires annexes, et par la petite valvule proventriculaire, FIG. 2, *v. pr*. L'intestin moyen est séparé de l'intestin antérieur par une valvule volumineuse, qui traverse tout le proventricule pour s'ouvrir dans la partie antérieure de l'intestin moyen proprement dit : c'est la valvule œsophagienne, *v. œs*. Il est séparé de l'intestin postérieur par l'embouchure dans le tube intestinal des vaisseaux de MALPIGHI. Ces vaisseaux sont au nombre de quatre; avant d'atteindre le tube intestinal, ils se réunissent deux à deux.

On trouve des cellules sécrétantes dans l'intestin moyen proprement dit et dans les quatre glandes tubuleuses annexes. Les figures que nous avons reproduites proviennent toutes des tubes glandulaires.

Les cellules sécrétantes sont très volumineuses; elles sont pourvues d'un protoplasme grossièrement granuleux et d'un noyau excessivement riche en nucléine. Celle-ci se présente sous forme de tronçons isolés qui, dans un grand nombre de cas, montrent les indices d'une striation transversale, FIG. 6. Les cellules reposent sur une tunique propre, très mince, recouverte de deux couches de fibres musculaires.

La face libre de ces cellules épithéliales est, dans un grand nombre de cas, dépourvue de plateau, FIG. 3 et 4. Quelquefois cependant le plateau existe, FIG. 5 et 6; il est peu élevé et formé de filaments indépendants, courts et épais. Quand la cellule est privée de son plateau (peut-être à la suite des excrétions antérieures), elle est limitée par une ligne continue qui est, pour nous, la coupe optique d'une membrane. Cette membrane est soulevée en plusieurs endroits par les produits de sécrétion qui, sous forme de vésicules arrondies et de volume variable font saillie dans la cavité du tube glandulaire. Lorsque les cellules sont pourvues d'un plateau, les produits de sécrétion soulèvent sa membrane basale, écartent les filaments qui le constituent et forment de petites vésicules saillantes.

Ces vésicules apparaissent dans nos préparations et dans nos figures, sous deux aspects différents. Quelquefois on ne trouve aucune limite précise entre le contenu de la vésicule et le protoplasme de la cellule, s ice n'est que ce dernier prend insensiblement un caractère plus granuleux; dans ce cas, la coupe passe par l'axe de la vésicule et la montre en continuité directe avec le protoplasme. D'autres fois la vésicule semble nettement limite du côté de la cellule qui la produit par une ligne un peu concave,

que nous considérons comme la couche optique d'une membrane; cela arrive dans tous les cas où la coupe n'intéresse pas la vésicule saillante; la ligne concave qui la limite en bas représente uniquement le pourtour de l'orifice de la membrane cellulaire par où la vésicule fait hernie. Outre ces vésicules encore rattachées par un pédicule aux cellules qui les ont produites, on trouve dans la cavité glandulaire soit des vésicules libres, soit des traînées de substances finement granuleuses, provenant sans doute de la fusion en une masse plus volumineuse des vésicules primitivement arrondies.

Un détail qui nous semble avoir une certaine importance au point de vue de la sécrétion, c'est que l'on trouve souvent, à la périphérie du protoplasme, une zone de substance claire qui a les mêmes caractères que celle qui occupe les vésicules. Les produits sécrétés, avant d'être expulsés, semblent ainsi s'accumuler dans les couches périphériques, FIG. 5.

La FIG. 6 représente une coupe longitudinale de la valvule proventriculaire, indiquant la façon dont les cellules épithéliales du proventricule se continuent avec les cellules des glandes tubuleuses; aux cellules épithéliales petites et à protoplasme finement granuleux de la paroi propre du proventricule, font suite brusquement les cellules volumineuses des tubes annexes.

On peut se convaincre, sur toutes ces figures, que le mécanisme de l'excrétion se passe ici de la même façon que dans le médiintestin et les glandes annexes de la larve de *Ptychoptera contaminata*.

Le tube digestif d'*Ascaris megalocephala* est formé de deux parties nettement distinctes : une partie antérieure courte à parois musculaires très épaisses qui représente l'œsophage ou l'intestin antérieur, et une partie postérieure très longue, à paroi minces et repliées sur elles-mêmes dans le sens longitudinal, et qui représente à la fois l'intestin moyen et l'intestin postérieur. Cette partie postérieure présente partout la même structure : elle est formée d'une couche externe assez épaisse, généralement homogène qu'on considère comme de nature conjonctive, et une couche interne formée de cellules épithéliales longues et cylindriques. Aux endroits où elle est la plus forte, la paroi intestinale atteint une épaisseur de 175 μ : 20 μ pour la couche conjonctive et 155 μ pour la hauteur des cellules épithéliales.

Ces cellules épithéliales ont une structure tout à fait particulière. Du côté de la lumière du tube intestinal elles sont pourvues d'un plateau assez élevé, de 7 à 8 μ de hauteur. Sur des matériaux fixés, il apparaît généralement comme une cuticule homogène, FIG. 7; c'est ce qui a fait dire par certains

auteurs que la paroi intestinale était formée de trois couches; c'est-à-dire par une rangée de cellules épithéliales comprises entre deux cuticules. Quelquefois cependant le plateau est finement strié, FIG. 8; on trouve à la base de chacune de ces stries un petit épaississement. La membrane basale se montre alors nettement ponctuée; de temps en temps un de ces points est plus épais que les autres et se continue manifestement avec une strie également plus épaisse. Les stries du plateau sont surtout visibles sur des cellules épithéliales dissociées par l'alcool au tiers, FIG. 9. Quand le plateau parait homogène il est limité à sa base par une ligne continue que nous considérons comme la coupe optique d'une membrane. Cette membrane est concave et se moule sur la partie sous-jacente convexe de la cellule épithéliale. Aux endroits ou les plateaux de deux cellules se rencontrent, il existe une petite crête saillante qui se continue avec les membranes latérales des cellules épithéliales.

Cette disposition est surtout évidente aux endroits où le plateau s'est détaché des cellules épithéliales sur une certaine longueur, FIG. 10 et 11. Les deux bords du plateau sont alors festonnés. Le bord interne présente des festons convexes, séparés par des parties déprimées qui correspondent aux limites cellulaires. Le bord externe, au contraire, présente de petits prolongements coniques, séparés par des surfaces concaves qui se moulent sur les cellules épithéliales. Les prolongements triangulaires dépendent de la membrane basale du plateau, et se continuent avec les parois latérales des cellules épithéliales. Cette continuité est aussi visible sur les préparations où le plateau fortement bombé se détache quelque peu de la partie sous-jacente, FIG. 12.

En dessous du plateau existe un espace clair plus ou moins accentué; puis on rencontre un corps d'une forme spéciale, réfringent, homogène et uniformément coloré par les différents réactifs colorants. Nous ignorons la signification de cette partie cellulaire que nous désignerons, sans rien préjuger de sa nature, sous le nom de *cône homogène*. Il est rétréci en son milieu et élargi à ses deux extrémités. Sa hauteur est quelque peu variable dans les différentes cellules, FIG. 13. Par son extrémité interne tournée vers la lumière du canal, il se moule sur la face concave du plateau et adhère par sa circonférence à la membrane latérale. Son extrémité externe est excavée, elle touche directement le protoplasme granuleux dont elle est séparée par une ligne continue. En se juxtaposant les cônes homogènes des différentes cellules épithéliales laissent entre eux un espace fusiforme, divisé en deux par les membranes latérales accolées et légèrement ondulées.

Tout le reste de la cellule épithéliale est formé par un protoplasme grossièrement granuleux, souvent quelque peu vacuoleux dans la partie voisine du cône homogène. On y rencontre des granulations plus volumineuses à contours irréguliers, espèces de concrétions qui occupent principalement la partie médiane de la cellule, FIG. 9 et 14, *c*. Le noyau est petit et sphérique. On le trouve, d'une façon constante, près de la base de la cellule épithéliale, à peu de distance de la membrane conjonctive. Il renferme un nucléole assez volumineux et un grand nombre de fines granulations nucléiniennes.

Par sa base la cellule épithéliale adhère intimement à la membrane conjonctive. Au niveau des limites cellulaires latérales, la membrane basale présente un prolongement triangulaire qui se continue avec les membranes latérales des cellules épithéliales.

Entre la membrane conjonctive et le noyau, le protoplasme est un peu strié.

La même structure s'observe sur des coupes transversales des cellules épithéliales. Nous avons reproduit dans la FIG. 14 quelques uns des aspects que ces cellules présentent à des niveaux différents. La coupe *a* passe par les cônes homogènes; celle dessinée en *b*, par la partie immédiatement sous-jacente. Les corps irréguliers de la coupe *c* représentent les concrétions dont le protoplasme de ces cellules est souvent chargé; enfin la coupe *d* passe par le noyau, situé un peu en dedans de la membrane conjonctive.

La membrane conjonctive paraît homogène en coupe transversale; elle est formée de deux couches superposées : une couche externe très mince et une couche interne plus épaisse. Après un séjour de cinq minutes dans la potasse caustique à 1 o/o, ou dans l'acide chlorhydrique à 1 o/o, et un lavage soigné à l'eau distillée, elle présente souvent une striation dans le sens du grand axe des cellules épithéliales. Nous n'y avons jamais pu déceler des noyaux.

Nous avons insisté un peu longuement sur la description de ces cellules épithéliales, parce que ces cellules présentent des caractères particuliers, qui, à notre connaissance, n'ont pas encore été observés; mais surtout parce que la description que nous en avons donnée diffère totalement de celle qu'en fait LEYDIG dans son livre „Zelle und Gewebe".

Le lecteur en jugera facilement, en comparant nos dessins avec la figure 53 du livre de LEYDIG, figure qui représente, d'après l'auteur, la tunique intestinale d'*Ascaris megalocephala*.

D'après Leydig, le plateau de ces cellules épithéliales est formé de de bâtonnets gros et raides; il représente un « streifigen an starr gewordene » Cilien errinnernden Cuticularsaum ». Dans toutes nos coupes, au contraire, ce plateau était ou homogène ou très finement strié. Sur les cellules isolées, obtenues par dissociation dans l'alcool au tiers, les stries étaient plus évidentes, mais ne se présentaient jamais sous l'aspect que Leydig leur donne dans sa figure.

L'extrémité inférieure des cellules épithéliales est festonnée, dit Leydig, et les différents prolongements pénètrent dans l'épaisseur de la tunique conjonctive, ainsi qu'on peut s'en assurer avec de forts grossissements. La membrane conjonctive elle-même paraît comme une couche claire et homogène « wie eine dicke und rein homogene Schicht, welche » in der Profilansicht leistenartige Erhebungen zwischen den Zellen, » also Waben in der Flächenansicht erzeugt zum Umgreifen oder zur » Aufnahme von Gruppen der Epithelzellen ». Ainsi que nous l'avons dit plus haut, la couche conjonctive, double dans nos préparations, était homogène dans toutes nos coupes microtomiques. Sur les préparations traitées par l'acide chlorhydrique ou la potasse caustique, elle était souvent striée perpendiculairement, mais les cellules épithéliales étaient toujours nettement limitées et dépourvues de prolongements à leur extrémité externe.

Leydig donne au noyau une forme ovalaire; nous l'avons toujours trouvé sphérique et plus petit que Leydig le représente. Enfin il ne parle pas du cône homogène, si caractéristique, et il ne le reproduit pas non plus dans sa figure.

Ces différences entre les cellules figurées par Leydig et celles de nos coupes du tube intestinal d'*Ascaris megalocephala* sont tellement profondes, que nous nous sommes posé cette question : Leydig a-t-il bien eu sous les yeux une coupe du tube intestinal d'*Ascaris megalocephala*? Nous avons pratiqué alors des coupes dans le tube digestif d'*Ascaris lumbricoïdes* et d'*Ascaris vituli*; or, dans ces deux ascarides, les cellules épithéliales intestinales ont la même structure que chez l'ascaride du cheval.

Les cellules épithéliales du tube intestinal de l'ascaride du chien, *Ascaris mystax*, fig. 15, ressemblent assez bien aux cellules décrites par Leydig : elles sont plus larges et moins hautes que celles de l'*Ascaris megalocephala* ; toute l'épaisseur de la paroi intestinale, aux niveaux où elle est la plus épaisse, atteint seulement 132 μ, dont 5 reviennent à la

membrane conjonctive, et 124 aux cellules épithéliales. De plus, le noyau y est plus volumineux et ovalaire, tous caractères qu'elles ont de commun avec les cellules figurées par LEYDIG. Il y a cependant des différences très sensibles. Ainsi que le prouve notre FIG. 15, les prolongements de l'extrémité basale des cellules épithéliales décrites par LEYDIG font défaut. En outre, le plateau paraît homogène ou finement strié; il est limité par une membrane basale, relativement épaisse, retenant assez énergiquement les matières colorantes. Sous le plateau, on trouve une partie cellulaire, grossièrement granuleuse, limitée en dehors par une ligne concave; cette partie représente, sans aucun doute, le corps homogène trouvé par nous dans les cellules épithéliales de la paroi intestinale de l'*Ascaris megalocephala*.

Nous sommes convaincu qu'une étude comparée des cellules épithéliales de l'intestin des différents ascarides parviendra à résoudre la question de la structure et de la signification de ce cône homogène.

Dans l'*Ascaris mystax*, la membrane conjonctive est également double; elle comprend une partie externe, mince et homogène, et une partie interne plus épaisse, striée dans le sens même de la longueur des cellules épithéliales. S'il était démontré que la figure de LEYDIG se rapporte au tube intestinal de l'*Ascaris mystax*, on pourrait penser que les stries de la partie interne de la membrane conjonctive ont été prises par LEYDIG pour des prolongements cellulaires.

Dans une coupe transversale ou longitudinale de la paroi intestinale de l'*Ascaris megalocephala*, toutes les cellules épithéliales n'ont pas l'aspect typique que nous avons décrit plus haut. Quelques-unes sont manifestement en état d'activité sécrétante. Tantôt l'espace clair, que nous avons signalé entre le corps homogène et le plateau, se trouve considérablement augmenté, FIG. 16; on dirait à voir ces cellules, qu'une substance liquide s'est accumulée dans cet espace et tend à refouler la membrane basale du plateau. C'est principalement dans cet état des cellules épithéliales que l'on peut voir aisément les membranes latérales se continuer avec la membrane basale du plateau, au moyen d'un petit cône triangulaire.

Tantôt le phénomène est plus accentué. Le plateau fait fortement saillie dans la cavité intestinale; il est aplati et comme creusé par sa face externe, FIG. 17. D'autres fois, enfin, le plateau est perforé; les deux lambeaux latéraux sont plus ou moins refoulés et, par l'ouverture du plateau, sort une vésicule arrondie plus ou moins volumineuse, occupée dans nos préparations fixées par une substance finement granuleuse, FIG. 18, 19 et 20. A côté de

ces vésicules encore adhérentes on en trouve d'autres nageant librement dans la cavité intestinale, ou bien fusionnées avec des vésicules voisines de manière à former une masse granuleuse continue, appliquée contre la face libre des cellules voisines.

Dans les cellules épithéliales de la paroi intestinale de l'*Ascaris megalocephala*, le mécanisme de l'excrétion cellulaire se passe donc comme dans les cellules des glandes annexes de l'intestin moyen de la larve de mouche, et comme dans les cellules épithéliales de la partie proximale et de la partie distale du mediintestin et des glandes annexes de la larve de *Ptychoptera contaminata*. Les recherches de Van der Stricht sur la sécrétion rénale et celles de Nicolas sur le mécanisme de l'excrétion dans les canalicules du rein primitif, des observations encore inédites de notre collègue et ami, M. Gilson, qui a retrouvé le même mode d'excrétion cellulaire dans un grand nombre d'animaux inférieurs, des préparations que nous avons reçues de Van der Stricht montrant ce mécanisme de l'excrétion cellulaire dans les cellules épithéliales du tube intestinal de *Vermilia triquetra*, tout cela prouve surabondamment, comme nous l'avions prévu depuis longtemps, que le mécanisme de l'excrétion cellulaire, tel que nous l'avons décrit le premier chez la *Ptychoptera contaminata*, n'appartient pas en propre aux cellules du tube intestinal de cette larve de diptère, mais constitue un phénomène général et commun à un grand nombre de glandes *mérocrines*.

II.

Dans le numéro du 15 août 1891 du Centralblatt für Physiologie, Joh. Frenzel (1) a bien voulu consacrer à notre travail sur la sécrétion un article dans lequel il fait ressortir l'importance de nos recherches de physiologie et d'histologie comparées. Dans le médiintestin de la larve que nous avons étudiée, il existe deux espèces de cellules épithéliales occupant des régions nettement déterminées : des cellules *sécrétantes*, dont la fonction est hors de doute, et des cellules plus volumineuses que nous avons considérées comme les cellules *absorbantes*. Ainsi que nous croyons l'avoir démontré dans notre travail, la sécrétion, ou plutôt l'excrétion des produits élaborés par la cellule n'est pas nécessairement liée à la destruction de la cellule elle-même. Chaque cellule glandulaire peut sécréter et excréter plusieurs fois sans se détruire.

(1) Joh. Frenzel : *Der Mechanismus der Secretion*; Centralbl. f Phys., 15 août 1891.

Dans ses recherches sur les crustacés et les insectes, FRENZEL admet comme plus vraisemblable la destruction des cellules par le fait même de l'excrétion, et il croit en avoir apporté la preuve rigoureuse pour le foie des décapodes, l'intestin des chenilles de *Bombyx*, l'intestin d'*Artemia* et chez les échinodermes. Il n'écarte pourtant pas la possibilité, pour d'autres cas, de la rectitude de notre manière de voir. Deux points cependant semblent devoir faire naître des doutes sérieux sur l'exactitude des faits que nous avons décrits : « Einmal nämlich, dit-il, hat derselbe (v. GEHUCHTEN) *nur* « *an conservirtem Material* nach der Schnittmethode untersucht. Wer « sagt jedoch, dass dieses keine Trugbilder liefert? Das Secret ist kein « Eiweiss mehr, nicht mehr gut coagulirend, sondern vielmehr mischbar « mit wässerigen Flüssigkeiten, etc. Es ist mithin von vorneherein wenig « wahrscheinlich, dass es sich so gut fixiren lasse, wie der Zellleib. Viel « wahrscheinlicher wird es vielmehr, dass *Quellung* eintritt; und so könnte « mithin alles das, was GEHUCHTEN fur Secretion ansieht, auf eine Quellung « des Zellinhaltes mit nachfolgendem Bersten zurückgeführt werden. Ich « selbst habe früher oft derartige Bilder erhalten, welche ebensogut wie ein « freiwilliges Ausstossen auch ein Artefact sein könnten. »

A cette observation de FRENZEL la réponse est facile.

Nous regrettons beaucoup que FRENZEL n'ait pas lu plus attentivement notre travail, il aurait pu y voir que nous avons eu les mêmes doutes que lui, et que, pour trancher la question, nous avons toujours contrôlé les résultats fournis par nos matériaux durcis avec ceux que donne l'examen des matériaux frais. Comme la même objection nous a été faite par v. SEILLER, nous croyons utile de transcrire, textuellement, ce que nous avons dit aux pages 51 et 52 de notre mémoire. Voici comment nous nous sommes exprimé : « La première fois que nous avons rencontré dans nos coupes les « cellules épithéliales ainsi modifiées, nous nous sommes demandé naturellement : cette structure est-elle normale? les saillies du protoplasme « cellulaire au-dessus du niveau du plateau, l'absence de plateau dans ces « cellules ne sont-elles pas des accidents de préparations déterminés par « l'action des réactifs? En traitant le tube intestinal enlevé à l'animal vivant « par les fixateurs les plus divers : alcool à 90°, alcool acétique, sublimé « corrosif, solution alcoolique au sublimé, nous obtenions toujours les « mêmes résultats. *Et cependant nous n'avions pas tous nos apaisements.*

« Pour enlever l'appareil digestif, nous fixions la larve par deux épin- « gles au fond d'un vase à dissection rempli d'eau légèrement alcoolisée.

« La dissection est facile et rapide : il suffit d'un coup de scalpel pour
« fendre la larve sur toute la longueur et pour mettre à nu, par le fait
« même, tout l'appareil digestif. Celui-ci est plongé directement dans une
« grande quantité du réactif fixateur. Mais, quelle que soit la rapidité avec
« laquelle on opère, le tube intestinal vient toujours en contact, pendant
« quelques secondes, avec l'eau alcoolisée; celle-ci, à la rigueur, quoique à
« priori cela paraisse peu probable, pourrait produire des modifications
« dans les cellules épithéliales. Pour éliminer cette cause possible d'erreur,
« nous nous sommes contenté, à titre de contrôle, de couper rapidement la
« tête et la queue à nos larves étalées à sec sur un porte-objets. Le tube
« intestinal fait alors saillie aux extrémités du tronc, et, comme il n'adhère
« nulle part intimement à la paroi du corps, la moindre traction le rend
« libre. Il est alors plongé immédiatement dans l'alcool absolu, l'acide pi-
« crique, le sublimé corrosif en solution aqueuse saturée à froid, l'acide
« osmique à 1 0/0 et le liquide de FLEMMING. Après coloration et enrobage
« à la paraffine, les cellules épithéliales présentaient les aspects décrits plus
« haut dans toutes nos coupes.

« Enfin, *pour écarter tout doute, nous avons eu recours à des matériaux*
« *examinés à frais;* un intestin moyen débarassé des matières alimentaires
« par le processus indiqué plus loin, coupé rapidement suivant sa longueur
« et étalé sur un porte-objets, a été examiné directement au microscope
« *sans addition d'aucun réactif.* La plupart des cellules épithéliales se pré-
« sentaient de face, mais sur les bords de la paroi un grand nombre de cel-
« lules se montraient de profil, et là, on pouvait constater en toute évidence
« que *les vésicules, que nous avons décrites dans les matériaux fixés, existent*
« *bien à l'état normal.* Seulement au lieu d'être granuleuses, ces vésicules
« sont claires et transparantes, et les meilleurs objectifs n'y décèlent pas la
« moindre trace de structure. »

P. 57. Les produits à excréter sont liquides. « *Sur le vivant*, en effet,
« toutes ces vésicules se présentent comme des masses homogènes, claires
« et transparentes. »

P. 68. Les substances déversées dans le canal intestinal sont à l'état de solution, « puisque, sur une paroi intestinale examinée à frais, les vési-
« cules qui renferment les produits de sécrétion sont claires et trans-
« parentes. »

Ces citations suffisent, croyons-nous, pour prouver que l'objection de FRENZEL tombe à faux. Nous nous demandons comment ces lignes ont pu

échapper à l'attention de Frenzel. Les faits que nous avons décrits ne sont donc pas des *Trugbilder*, produits par les réactifs employés, puisqu'on peut les contrôler sur l'objet frais sans addition de réactif. Tout ce que nous avons décrit ne peut donc être attribué à « eine Quellung des Zellinhaltes » mit nachfolgendem Bersten », mais doit être considéré comme marquant les différentes phases d'un phénomène normal et physiologique.

La seconde observation de Frenzel n'est pas plus fondée que la première, la voici. « Nun ist noch ein zweiter Einwurf zu machen. Gesetzt » nämlich, wir hatten in den Präparaten Gehuchten's wirklich den Vorgang » der Secretion vor uns — sur ce point le doute n'est plus possible, puisque » nous venons de voir que l'examen des matériaux frais confirme com- » plétement les résultats obtenus sur des matériaux fixés. — Wer sagt » uns denn, dass das Stadium, welches wir gerade erblicken, ein in sich » *abgeschlossenes* ist? Der Autor giebt zu, dass auch *ganze Zellen* mit Kern » ausgestossen werden (*cfr*. l. c. Taf. 4, fig. 76, 81, 88). Wäre es da nicht » denkbar, dass das, was Gehuchten im Schnitt sieht (l. c. Taf. 4, fig. 67, » 68, *ff*), bloss der *Beginn*, respective *ein mittleres* Stadium der Secretion » ist? Denn die Secretion könnte ja ganz gut so geschehen, dass sich die » Zelle unter Vorschieben eines kleinen Tropfens vorwölbt, um allmählich » mit dem Kern auszuwandern. Tödten wir sie nun gerade im Anfange » dieses Processes, so wird es freilich so aussehen, als wenn nichts als je- » ner Tropfen heraustritt. »

Frenzel pense donc que nos figures pourraient fort bien ne représenter qu'un stade momentané de l'excrétion : le stade initial ou un stade moyen fixé par les réactifs au moment de sa production. D'après lui, le véritable phénomène d'excrétion, considéré dans son ensemble et dans son résultat final, nous aurait échappé, à savoir : la destruction de la cellule tout entière. Cette objection de Frenzel ne tient pas devant les faits. Si les différentes phases de l'excrétion se passaient simultanément dans toutes les cellules sécrétantes à la fois, l'objection de Frenzel pourrait avoir une valeur réelle. Mais alors il faudrait supposer que nous n'eussions fixé et étudié qu'un petit nombre de tubes intestinaux et que, par le plus grand des hasards, toutes les cellules sécrétantes de ces quelques tubes digestifs étaient, au moment de la fixation, au même stade d'excrétion.

Dans ces conditions nous nous serions abstenu d'analyser le problème dans son ensemble, et nous nous serions contenté de signaler le fait sans chercher à l'interpréter. Sans vouloir relever que nous avons pratiqué des

coupes microtomiques dans le tube digestif d'une centaine de larves au moins, nous prierons simplement FRENZEL de vouloir bien relire notre mémoire. Il y verra clairement que les choses se passent tout autrement qu'il ne le pense. Nous avons insisté, à plusieurs endroits de notre travail, sur ce fait important : que les différentes cellules sécrétantes parcourent les différentes phases de la sécrétion et de l'excrétion d'une façon indépendante l'une de l'autre, de sorte que, dans chaque coupe transversale ou longitudinale de la partie du médiintestin, où se trouvent les cellules en question, on en trouve 30 ou 40 côte à côte, dont l'aspect extérieur est variable à l'infini. Car, dans chacune d'elles, le phénomène d'excrétion présente quelque chose de particulier, et, au moment de la fixation, chacune de ces cellules représente un stade d'excrétion qui diffère de celui de la cellule voisine. En étudiant quelques coupes on trouve, avec la plus grande facilité, tous les stades intermédiaires entre une cellule momentanément *au repos* et une cellule en plein travail d'excrétion. Le stade que l'on trouve pour une cellule donnée n'est donc pas *ein in sich abgeschlossenes Stadium*, comme FRENZEL semble l'admettre ; ce n'est, à nos yeux, qu'une étape quelconque de l'excrétion. Mais si l'on met ensemble toutes les étapes différentes que l'on rencontre dans un grand nombre de cellules, prises dans des coupes différentes, on arrive à reconstituer l'ensemble du phénomène et à se représenter exactement la façon précise dont il se déroule.

Ce qui prouve d'ailleurs clairement que la formation d'une vésicule saillante sur la face libre de la cellule sécrétante n'est pas le stade initial d'une destruction de la cellule entière, comme FRENZEL semble disposé à l'admettre, c'est que l'on trouve, dans toutes les coupes, un grand nombre de vésicules *libres* dans la cavité intestinale.

Ces vésicules libres, de volume variable, sont presque toujours dépourvues de noyau; elles ne peuvent donc représenter, chacune pour son compte, une cellule entière. Ce détail parait avoir échappé à FRENZEL ; cependant, il est de la plus haute importance, car il prouve clairement que l'excrétion peut se faire sans destruction de la cellule sécrétante.

Il arrive cependant, quand la sécrétion est active, que le noyau est entraîné avec les produits de sécrétion jusqu'au centre de la vésicule saillante, et tombe avec celle-ci dans la cavité intestinale par le fait même de l'excrétion. Mais, dans ce cas encore, la cellule primitive n'est pas détruite par le fait de la sécrétion, mais bien par le fait de la perte de son noyau. Nous avons dit, en effet, à la page 64 de notre travail : « La partie proto-

« plasmatique de la cellule dépourvue de noyau, qui reste adhérente à la « tunique propre, est destinée à disparaitre. Les expériences instituées par « NUSSBAUM ont, en effet, prouvé que le noyau est nécessaire à la vie de la « cellule. Il nous a été impossible de constater comment se fait cette des- « truction. Probablement que ce reste de protoplasme est rejeté dans la « cavité intestinale par suite de la pression des cellules voisines et de celle « des petites cellules qui sont destinées à venir prendre sa place ». FRENZEL se trompe donc quand il nous fait dire « dass auch ganze Zellen mit Kern « ausgestossen werden ».

Les deux objections que FRENZEL a soulevées à propos de nos recherches sur les cellules sécrétantes ne tiennent donc pas devant l'examen des faits. Nous sommes convaincu qu'en relisant notre travail FRENZEL lui-même devra en convenir.

Dans un travail très étendu sur les glandes linguales d'*Anguis*, de *Pseudopus* et de *Lacerta*, le Dr RUDOLF FRH. V. SEILLER (1), Assistent am zoologisch.-vergl.-anatom. Institut der Universität Wien, a bien voulu s'occuper pendant quelques instants de nos recherches sur les cellules sécrétantes. Dans un langage qui est loin d'être marqué au sceau de la courtoisie la plus élémentaire, v. SEILLER critique et les méthodes que nous avons employées et les résultats que nous avons formulés. Le procédé employé par v. SEILLER pour critiquer notre travail mérite d'être signalé; il est à la fois fort commode et très expéditif : il consiste tout simplement à *ne pas lire* le travail que l'on attaque.

Nous avons publié dans l'Anatomischer Anzeiger, ainsi que nous l'avons dit plus haut, un court résumé de nos recherches, renvoyant le lecteur, pour les détails, à notre travail *in extenso* paru dans « La Cellule ». v. SEILLER s'est contenté de lire ce court résumé, ainsi que cela ressort clairement de la bibliographie qui accompagne son travail. Cette lecture, fort distraite d'ailleurs, lui a appris sans doute tout ce qu'il désirait savoir. Après avoir cité le passage suivant de notre résumé : « Les cellules épithéliales du « médiintestin de notre larve ne nous permettent pas d'étudier *les divers « phénomènes du processus et leur succession régulière* directement sur le « vivant. Pour résoudre la question nous devons comparer entre eux tous « les stades de la sécrétion que l'on trouve dans les coupes microtomiques « et tacher de reconstituer avec eux la marche régulière du phénomène »,

(1) V. SEILLER : Arch f. mik. Anat, 1891.

voici comment v. SEILLER s'exprime : « Das heisst auf Deutsch : man « sieht am frischen Gewebe gar nichts, denn wenn VAN GEHUCHTEN etwas « gesehen hätte, so hätte er es gewiss angegeben ». A cela nous répondrons que si, ce que nous avons peine à croire, notre travail *in extenso* était inaccessible à v. SEILLER, il aurait au moins pu lire, d'une façon un peu moins distraite, le résumé publié dans l'*Anatomischer Anzeiger*. Il y aurait vu, à la page 20, qu'en parlant des vésicules chargées des produits de sécrétion qui font saillie sur la surface libre des cellules épithéliales, nous nous sommes exprimé dans les termes suivants : « Ces vésicules saillantes, en« tourées manifestement par une partie soulevée de la membrane basale « du plateau, sont occupées, dans nos figures, par une masse finement « granuleuse. *Il n'en est pas de même quand, sur une paroi intestinale « fraîchement étalée, on examine ces cellules à l'état vivant, sans addition « de réactif* : les vésicules y existent, comme sur des matériaux fixés, mais « elles présentent un contenu liquide transparent et cristallin ».

VON SEILLER exprime donc une chose tout à fait contraire à la vérité quand il ajoute : « von Beobachtungen am überlebende Objecte thut der « Autor aber auch nicht mit einem Worte Erwähnung ». Que v. SEILLER veuille bien relire les citations que nous avons reproduites plus haut en réponse à l'objection de FRENZEL, et il aura la conviction que, contrairement à ce qu'il avance, nous avons vu quelque chose sur les tissus frais, et que nous avons signalé dans notre travail tout ce que nous a appris l'examen fait sur le vivant.

« VAN GEHUCHTEN scheint nicht zu wissen, continue l'auteur, dass die « Drüsenzellen, insbesondere die Schleimzellen von den meisten Härtungs« mitteln verändert werden; er hätte es wenigstens aus mehrere neueren « Arbeiten...... ersehen können, wenn er in den neuen Arbeiten auch sonst « nichts findet, was für die Erforschung der physiologischen Processe bei « Drüsen von Bedeutung wäre. VAN GEHUCHTEN hätte ferner wissen können « dass fast alle neueren Verfasser von Arbeiten über Histologie und Phy« siologie von Drüsenzellen die Befunde an Schnitten mit den Beobach« tungen am lebenden Objecte vergleichen, um sich vor Täuschungen zu « bewahren ».

Encore une fois, que v. SEILLER lise notre travail ou qu'il relise notre résumé, et il verra que nous n'avions nullement besoin de ses conseils pour savoir ce que nous avions à faire. S'il avait lui-même lu aussi attentivement notre travail, que nous nous sommes fait un devoir de lire et d'étudier ceux de

nos devanciers, il n'aurait certes pas écrit sur notre compte les lignes que nous venons de transcrire. Que v. SEILLER garde donc ses conseils pour lui. Il en a le plus grand besoin. Nous ne voulons d'ailleurs pas prendre de mauvaise part que v. SEILLER n'ait pas lu notre mémoire *in extenso*; nous devons même le remercier d'avoir bien voulu jeter un coup d'œil sur le résumé que nous en avons donné, puisque cet auteur ne se donne même pas la peine de lire les recherches que CLAUS, son maître, chez qui il dit avoir travaillé, a publiées sur les cellules sécrétantes. Nous nous sommes demandé, dans notre travail, si, dans les cellules sécrétantes, les produits à excréter quittent la cellule par osmose, ou par destruction partielle ou totale de la cellule elle-même. v. SEILLER relève cette phrase en faisant suivre les mots « par osmose » d'un point d'exclamation : auf osmotischem Wege (!). On dirait vraiment que nous avons émis une absurdité phénoménale. Et pourtant cette hypothèse n'est pas si absurde que v. SEILLER semble le croire, puisque l'éminent zoologiste de Vienne, C. CLAUS, dans ses recherches sur l'organisation et le développement du *Branchipus* et de l'*Artemia*, est loin d'en rejeter la possibilité pour les deux grandes cellules accessoires (Nebenzellen) des glandes des pattes (1).

« Für die Schlüsse, zu denen VAN GEHUCHTEN gelangt, sind seine Befunde nicht beweisend, conclue v. SEILLER, abgesehen davon, dass jene « zum Theil längst Bekanntes, an anderen Objecten besser Erwiesenes wie« derholen, und wir haben alle Ursache, recht froh zu sein, dass andere « Beobachter ihre Untersuchungen an den Speicheldrüsen der Säugethiere « und an den einzelligen Schleimdrüsen angestellt haben ». Que notre travail sur les cellules sécrétantes renferme une foule de détails connus depuis longtemps que nous n'avons fait que confirmer, nous en sommes convaincu plus même que v. SEILLER ne le pense. Nous n'avons jamais eu la prétention de croire que chaque ligne de notre mémoire renfermât une découverte. Qu'après cela v. SEILLER exprime son contentement de ce que d'autres auteurs continuent à faire des recherches sur les glandes salivaires des mammifères et sur les glandes unicellulaires, cela est facile à comprendre : lui-même n'a-t-il pas publié un travail de 80 pages pour nous apprendre que tout ce qu'il a vu, dans les glandes linguales des *Anguis*, *Pseudopus*, *Lacerta*, a été décrit depuis longtemps déjà par BIEDERMANN pour les glandes linguales de la grenouille!

---

(1) C. CLAUS : *Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Branchipus und Artemia nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden*; Arbeiten aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. VI, pp. 69 et 70, 1886.

Mais comment v. SEILLER en est-il venu à parler de nos recherches sur les cellules sécrétantes dans un travail qui a exclusivement pour objet la sécrétion dans les cellules caliciformes? La raison en est bien simple : „ Die „ zweite Arbeit (notre travail) gehört eigentlich nicht hierher, dit l'auteur. „ Der Umstand, dass sie offenbar zur Belehrung aller diejenigen geschrie- „ ben ist, welche noch Drüsenzellen untersuchen wollen, möge eine kurze „ Erörterung rechtfertigen. „ Si nous voulions nous servir à l'égard de v. SEILLER du langage imagé dont il s'est servi envers nous, nous dirions : cela veut dire en français, quand on publie sur la sécrétion on publie pour des gens qui ne s'en occupent pas du tout, car ceux qui s'en occupent n'ont pas besoin de savoir ce que d'autres ont fait avant eux. C'est, sans doute, là le motif pour lequel v. SEILLER, qui faisait des recherches sur les cellules sécrétantes, n'a pas cru nécessaire de prendre connaissance des nôtres. Mais il ne nous convient pas de suivre v. SEILLER sur le terrain qu'il a choisi. Il nous répugne de nous servir, dans une discussion scientifique, d'un langage quelque peu blessant pour l'auteur dont nous ne partageons pas la manière de voir. C'est là le motif pour lequel nous n'insisterons pas plus longuement sur le travail de v. SEILLER.

Des phénomènes analogues à ceux que nous avons décrits dans les cellules sécrétantes de la larve de *Ptychoptera contaminata* ont été observés par VAN DER STRICHT (1) dans les cellules épithéliales du rein chez l'homme, le chien, le lapin et la chauve-souris.

Dans une très intéressante étude sur le mécanisme de l'excrétion dans les éléments des canalicules du rein primitif chez les mammifères, NICOLAS (2) est arrivé à des résultats qui concordent presque complétement avec les nôtres. Il suffit d'ailleurs de comparer les planches qui accompagnent le travail de NICOLAS avec les figures de notre mémoire, pour se convaincre, au premier coup d'œil, que le processus de l'excrétion des produits élaborés dans les cellules glandulaires doit se faire, dans le rein primitif des mammifères, d'une façon analogue à celle que nous avons décrite dans le medi-intestin et ses glandes annexes de la larve de *Ptychoptera contaminata*.

NICOLAS est cependant d'avis qu'il existe des différences assez profondes entre ces deux processus. L'analogie se bornerait, d'après lui, au stade

(1) O. VAN DER STRICHT : *Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire*; Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, t. 112, pp. 961-963, avril 1891.

(2) NICOLAS : Contribution à l'étude des cellules glandulaires. I. *Les éléments des canalicules du rein primitif chez les mammifères*; Nancy, 1892.

initial. « Avec VAN GEHUCHTEN, dit-il, je fais jouer un role important à la « tension intracellulaire produite par l'accumulation du produit de sécré- « tion. C'est surtout grâce à elle, que ce produit va être éliminé. Seulement « à partir de ce moment, nous différons d'avis(1). » Nous avons lu et nous avons relu, avec le plus grand soin, le travail du savant français, et nous avons acquis la conviction que les divergences ne sont pas bien profondes.

NICOLAS distingue, dans les canalicules du rein primitif, un segment post-glomérulaire et un segment terminal ou collecteur. Le premier correspond au segment large ou sécréteur, le second au segment étroit ou excréteur des auteurs. Ces deux segments sont tapissés de cellules sécrétantes. Mais ce qui permet facilement de les distinguer l'un le l'autre, c'est que les cellules du segment post-glomérulaire sont garnies d'une bordure en brosse ou d'un plateau, tandis que celles du segment collecteur en sont dépourvues. NICOLAS étudie les cellules de ces deux segments à l'état de repos et à l'état d'activité.

Parlons d'abord du mécanisme de l'excrétion dans les cellules du segment post-glomérulaire. Comme ces cellules sont pourvues d'une bordure en brosse, elles sont plus facilement comparables aux cellules sécrétantes du médiintestin de la larve que nous avons étudiée.

Le mécanisme de l'excrétion est, pour nous, identique dans les deux cas : la cellule sécrète les produits à excréter; ceux-ci commencent par s'accumuler dans le corps cellulaire, augmentent la tension intracellulaire et font céder la paroi de la cellule qui oppose le moins de résistance. Cette paroi est celle qui regarde la lumière du canal. Les produits à excréter font alors saillie dans la cavité du canalicule rénal ou du tube intestinal. sous la forme de vésicules arrondies; celles-ci se détachent bientôt et tombent librement dans le canal. Entre les observations du Professeur de Nancy et les nôtres, il n'y a qu'une différence tout à fait secondaire, qui ne change rien au phénomène, et qui réside tout entière dans l'existence ou la non existence d'une membrane à la base de la bordure en brosse. Nous avons dit que chez la *Ptychoptera* cette membrane basale existe, et nous en avons tenu compte dans l'interprétation des faits observés. Pour les cellules du segment post-glomérulaire, NICOLAS ne se prononce pas d'une façon catégorique. Dans les cellules au repos, il a vu tantôt « *une strie étroite et foncée qui sépare la brosse du corps protoplasmatique* », tantôt « *une ligne de démar-*

(1) Ibidem, p. 89.

cation qui, au lieu d'être uniforme, est constituée par une série de grains disposés sur une seule ligne les uns à côté des autres et se touchant presque. Chacun de ces grains correspond à la base d'un bâtonnet et peut être considéré comme un renflement terminal de celui-ci. » Il *croit* que ces grains ne sont pas reliés les uns aux autres par des trabécules ou par une membrane, mais il ne saurait pourtant l'affirmer positivement. D'autres fois, et *cela dans la majorité des cas*, « la limite de séparation est accusée non plus par une seule ligne, mais par deux stries assez épaisses, parallèles l'une à l'autre et séparées par un intervalle appréciable. Ces stries sont notablement, plus colorées que le protoplasme, et sous ce rapport se rapprochent des bâtonnets. La plus superficielle des deux paraît quelquefois ponctuée, chacun des points correspondant à un bâtonnet; il n'en est pas cependant toujours ainsi et elle forme alors *un trait continu et régulier*. » (1)

Ces observations de NICOLAS n'excluent donc pas la possibilité de l'existence d'une membrane basale. Il s'agit tout simplement de s'entendre sur la signification que l'on donne au mot *membrane*. Si l'on est d'accord pour appeler membrane une différentiation lamellaire périphérique du protoplasme cellulaire, tellement accentuée qu'elle donne naissance à une enveloppe nettement distincte et d'une épaisseur suffisante pour qu'en coupe optique cette lamelle apparaisse comme une membrane à double contour, nous sommes de l'avis de NICOLAS et nous avouons qu'une telle membrane fait défaut dans les cellules sécrétantes que nous avons étudiées. Mais si, avec CARNOY, l'on donne le nom de *membrane* à toute différentiation périphérique du protoplasme cellulaire, quelque faible qu'elle soit, qui a pour fonction de circonscrire nettement le corps de la cellule et de le séparer des parties environnantes, NICOLAS devra reconnaître avec nous qu'une pareille membrane existe à la base de la bordure en brosse des cellules du segment post-glomérulaire. En coupe optique, cette membrane se présentera comme « une strie étroite et foncée », ou comme « un trait continu et régulier. »

C'est d'ailleurs sous cette forme que, dans toutes nos figures, nous avons représenté ce que nous avons appelé membrane basale. Ce qui semble prouver qu'une telle membrane existe aussi dans les cellules étudiées par NICOLAS, c'est la phrase suivante prise quelques lignes plus loin que les citations précédentes : « Les stries-limites sont sans aucun doute l'expression d'une condensation périphérique du réticulum protoplasmatique

(1) NICOLAS : Loc. cit., p. 33.

» disposée en deux couches superposées, d'*une membrane* en un mot, mais » je dois avouer que malgré toute mon attention, je n'ai pu, sur des vues » de face, reconnaître avec certitude leur structure. » (1)

Des membranes-limites existent donc dans les cellules sécrétantes du rein primitif comme dans celles du tube intestinal de la *Ptychoptera*. Mais, tandis que NICOLAS considère ces membranes-limites comme perméables, et admet que les produits de sécrétion ne font que les traverser, nous sommes d'avis que ces membranes-limites sont soulevées et refoulées par les produits à excréter. Un grand nombre des figures qui accompagnent le travail de NICOLAS nous semblent parler en faveur d'un processus identique, mais nous ne voulons pas trancher la question pour les cellules du segment post-glomérulaire des canalicules du rein primitif, puisque NICOLAS lui-même est indécis. « Quant à savoir, dit-il, si la gouttelette refoule une membrane » et s'en coiffe, ou s'il y a simplement passage au travers des mailles, je » ne saurais le dire. » (2)

La disposition semble être la même pour les cellules sécrétantes du segment collecteur. Ces cellules sont dépourvues de bordure en brosse, mais « du côté de la lumière du canalicule, dit NICOLAS, le protoplasme se » limite, tantôt par *une ligne mince et foncée*, tantôt, ce qui est plus rare, » par *un plateau étroit, hyalin*.... Ligne foncée et plateau hyalin sont l'ex- » pression d'une couche-limite, bien différenciée seulement dans ce dernier » cas » (3). Nous avons déjà dit qu'une pareille couche-limite constitue pour nous une membrane. Dans l'étude du mécanisme de l'excrétion il faudra donc en tenir compte. C'est ce que NICOLAS a fort bien compris ; aussi se demande-t-il plus loin : « Comment le liquide chassé du côté de la lumière » du tube est-il limité? Remarquons d'abord qu'en dehors des cas assez rares, » où la surface du protoplasme est revêtue d'un mince plateau, il ne sem- » ble pas qu'il y ait là une *membrane bien différenciée*. Lorsque l'élément » se gonfle, et se soulève en une calotte de plus en plus convexe, sa couche » tout à fait périphérique, membraniforme si l'on veut, suit naturellement » ce mouvement et s'amincit toujours davantage..... » Ici donc « la boule » d'excrétion se trouve, dès le début, environnée par une coque protoplas- » matique dérivée directement de la couche qui limitait l'élément au » repos. »

(1) NICOLAS : Loc. cit., p. 34.
(2) Ibid., p. 41.
(3) NICOLAS : Loc. cit., p. 55.

C'est d'une façon analogue que nous croyons que les choses se passent dans les cellules à plateau de la larve de *Ptychoptera*. Si la sécrétion est lente, les produits à excréter sortent de la cellule sous forme de petites gouttelettes; ces gouttelettes refoulent la membrane basale du plateau, celle-ci s'étire, s'amincit et forme autour de chaque gouttelette une mince coque enveloppante. Si, au contraire, la sécrétion est abondante, la tension intracellulaire s'accroit d'une façon brusque, les produits à excréter pressés contre la membrane basale, la soulèvent et la refoulent sur une plus grande étendue; la membrane s'étire, s'amincit et forme encore une fois une mince coque enveloppante autour des vésicules saillantes, et plus tard aussi autour des vésicules libres.

Qu'il y ait d'ailleurs une membrane basale à la bordure en brosse ou qu'il n'y en ait pas, que les produits à excréter soulèvent et refoulent cette membrane, si elle existe, ou qu'ils transsudent simplement à travers la couche protoplasmatique périphérique, le mécanisme de l'excrétion reste le même dans ses points essentiels : Les produits à excréter quittent la cellule par suite de l'augmentation de la tension intracellulaire. Ces produits font saillie sur la face libre des cellules sécrétantes sous forme de vésicules arrondies. Celles-ci se détachent et tombent. De plus, cette excrétion n'est pas liée à la destruction de la cellule.

Les faits que nous avons signalés dans notre étude sur les cellules sécrétantes du tube intestinal de la larve de *Ptychoptera contaminata* trouvent donc une confirmation pleine et entière dans les observations de NICOLAS sur les cellules sécrétantes des canalicules du rein primitif des mammifères.

Dans l'étude des phénomènes qui se passent dans les cellules glandulaires, il y a à distinguer, avec RANVIER, deux actes nettement distincts l'un de l'autre : l'acte de sécrétion et l'acte d'excrétion. La sécrétion consiste dans la formation des produits à éliminer, au sein même du protoplasme cellulaire et par suite de son activité propre. L'excrétion, au contraire, c'est l'acte par lequel la cellule qui a sécrété se débarasse des produits accumulés dans son sein. Nous avons longuement insisté sur cette distinction dans notre travail sur les cellules sécrétantes. Il nous est arrivé quelquefois, cependant, dans le cours de la description, de parler de sécrétion là où il s'agissait d'excrétion, ainsi que NICOLAS l'a fait remarquer à juste titre. Cette erreur involontaire ne pouvait pourtant nullement donner lieu à confusion, après la définition nette et claire que nous avions donnée des deux actes de sécrétion et d'excrétion au commencement de notre travail.

Quant au titre de - Mécanisme de la Sécrétion - que nous avons donné au résumé de nos recherches publié dans l'*Anatomischer Anzeiger*, alors que nous ne parlions que du mécanisme de l'excrétion, nous l'avons fait à dessein. La distinction entre sécrétion et excrétion, établie par RANVIER et acceptée par nous, n'étant pas encore admise par tous les auteurs, nous avons employé ce titre pour appeler sur notre article l'attention de ceux de nos collègues qui s'occupent des cellules glandulaires. Pour prévenir tout malentendu, nous avons eu soin de relever encore une fois dans ce résumé la distinction que nous établissons entre l'acte de sécrétion et l'acte d'excrétion.

EXPLICATION DES FIGURES

FIG. **1**. Appareil digestif de la larve de mouche : *ia*. intestin antérieur; *gls*, glandes salivaires; *pr*. proventricule; *gla*, glandes annexes; *im*, intestin moyen proprement dit; *M*, vaisseaux de MALPIGHI; *ip*, intestin postérieur.

FIG. **2**. Coupe longitudinale du proventricule montrant la valvule proventriculaire, *vpr*, et la valvule œsophagienne, *voes*. – Gross. A, IV.

FIG. **3**. Coupe longitudinale d'un tube glandulaire annexe. — Gross. D, II.

FIG. **4**,*A*. Cellule glandulaire d'un tube annexe. — Gross. D, IV.

FIG. **4**,*B*. Cellule analogue. — Gross., apochromatique de ZEISS, 2,0 mm., ocul. 4.

FIG. **5**. Cellules d'une coupe transversale d'un tube annexe — Gross., apochromatique de ZEISS, 2,0 mm , ocul. 4.

FIG. **6**. Coupe longitudinale de la valvule proventriculaire. — Gross., apochromatique, 2,0 mm., ocul. 4.

FIG. **7** à **14**, **16** à **20**. Cellules épithéliales de la paroi intestinale de l'*Ascaris megalocephala*. — Gross., D, IV.

FIG. **15**. Coupe de la paroi intestinale de l'*Ascaris mystax*. — Gross., D, IV.



1
2
3
4A
4B
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
a
b
d
c
gls
gla
ia
pr
im
M
ip
ves
ppr
vpr
mc
ml

LA
RÉTINE DES VERTÉBRÉS

PAR

S. RAMON Y CAJAL
PROFESSEUR D'HISTOLOGIE ET D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE
A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE MADRID.

(Mémoire déposé le 27 novembre 1892.)

LA RÉTINE DES VERTÉBRÉS

Nous avons été conduit à l'étude de la rétine par la direction et le but de nos recherches antérieures. Ayant remarqué, il y a quelques années, que les relations intercellulaires ont lieu dans la moelle, le cervelet et le bulbe olfactif par des contacts intimes, et que l'efficacité de la communication semble assurée au moyen de la multiplication à l'aide de ramifications des surfaces nerveuses contiguës, nous nous étions demandé si ces lois anatomiques ne trouveraient pas aussi leur application dans les éléments rétiniens.

Nos premiers travaux sur la question nous permirent déjà de constater dans la rétine des oiseaux cette loi des rapports cellulaires; mais ils soulevèrent en même temps de nouveaux et de plus graves problèmes, dont l'éclaircissement demandait des observations plus approfondies. C'est pour cela que nos recherches, limitées d'abord aux oiseaux, se sont ensuite portées sur les cinq classes des vertébrés.

La rétine a été l'objet de plusieurs travaux dont l'indication bibliographique remplirait à elle seule plusieurs pages.

La préférence que les anatomistes et les histologues les plus éminents ont donné à cette étude se comprend aisément, lorsqu'on tient compte de l'importance capitale de la connaissance de l'arrangement réciproque des éléments rétiniens, pour arriver à l'explication légitime du phénomène de la vision et des multiples problèmes qui s'y rattachent.

L'intérêt de ces recherches s'accroît encore si nous considérons cette membrane — ainsi que cela ressort des travaux modernes — comme un centre nerveux véritable, sorte de segment cérébral périphérique, dont la ténuité, la transparence et d'autres qualités de composition le rendent particulièrement favorable à l'analyse histologique. En effet, tout en offrant des cellules et des fibres essentiellement semblables à celles des autres centres, elles sont disposées d'une façon plus régulière, puisque les éléments de diverse nature

sont distribués dans des zones nettement séparées. En outre, la brièveté du champ occupé par les expansions protoplasmiques, l'orientation toujours déterminée et descendante des cylindre-axes, la présence des zones disposées *ex professo* pour les connexions intercellulaires (couches réticulaires externe et interne) sont des circonstances heureuses qui aident singulièrement à l'éclaircissement de la morphologie et des relations des cellules nerveuses. Aussi, pensons-nous que l'étude de la rétine peut jeter une vive lumière sur le problème général des connexions et du mode d'action des cellules ganglionnaires. Elle peut même contribuer, comme nous croyons l'avoir démontré dans un autre travail, à la connaissance de la direction des courants qui traversent les expansions protoplasmiques et nerveuses (1).

L'histoire de la structure de la rétine peut se diviser en deux époques, d'après les méthodes analytiques employées.

1° Celle pendant laquelle on avait recours à la dissociation à l'acide osmique, au carmin, etc., c'est-à-dire à des moyens incapables de montrer autre chose que les noyaux et les grosses expansions protoplasmiques des cellules rétiniennes;

2° Celle pendant laquelle on a appliqué le chromate d'argent et le bleu de méthylène, c'est-à-dire des agents susceptibles de révéler très nettement les prolongements protoplasmiques et nerveux les plus délicats.

La première époque comprend principalement les travaux mémorables de H. Müller(2) et de Schultze(3), et ceux, très importants également, de Kölliker(4), Hannover(5), Krause(6), W. Müller(7), Schwalbe(8), Boll(9),

(1) S. R. Cajal : *Signification fisiologica de las espansiones protoplasmicas y nerviosas de las células de la sustancia gris*; Rev. de ciencias medicas, 1891.

(2) H. Müller : *Anatom histologische Untersuchungen über die Retina beim Menschen und Wirbelthieren*; Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. VIII, 1857.

(3) M. Schultze : *Observationes de retinae structura penitiori*: Bonnae, 1872, et ses autres travaux, particulièrement l'article *Retina* du Handbuch der Gewebelehre von Stricker, Bd. II, 1872.

(4) Kölliker : *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, V. Auflage, 1867, et ses mémoires antérieurs, p. ex. : *Zur Anat. u. Physiol. der Retina*; Verhand. d. phys. med. Gesellsch. zu Würzburg, III, 1852.

(5) Hannover : *La rétine de l'homme et des vertébrés*, Paris, 1876; et ses autres travaux, en particulier : *Zur Anatomie u. Physiologie der Retina*; Zeitschr. f. wissensch. Zool., V, 1854 à 1866.

(6) W. Krause : *Die membrana fenestrata der Retina*, Leipzig, 1868; voir ses mémoires postérieurs publiés dans l'Internationale Monatschr. f. Anat. u. Histol., 1886 à 1889.

(7) W. Müller : *Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Thiere*; Leipzig, 1874 à 1876.

(8) Schwalbe : Handbuch von Gräfe und Sämisch, 1874, et son Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, 1887.

(9) F. Boll : *Zur Anat. und Physiol. der Retina*; Monatsber. der Acad. zu Berlin, 1876.

KÜHNE (1), RIVOLTA (2), GOLGI (3), RANVIER (4), SCHIEFFERDECKER (5), KUHNT (6), BORYSIEKIEWICZ (7), etc.

Les résultats des recherches de tant de travailleurs enthousiastes furent nombreux et très importants. On détermina le nombre des couches rétiniennes et les propriétés morphologiques des éléments nerveux et épithéliaux; on étudia, d'une façon très précise, à l'aide de l'acide osmique, agent fixateur que M. SCHULTZE introduisit dans la technique, la structure fort intéressante des cônes et des bâtonnets; on signala l'existence sur l'article externe de ces derniers d'une matière sensible à la lumière, la *photoesthésine* de BOLL et de KÜHNE; on arriva à individualiser les diverses espèces d'éléments qui sont mélangés dans les zones des grains internes (spongioblastes de MÜLLER, cellules subréticulaires, etc.). Cependant, malgré tant d'efforts, deux points restaient entourés d'obscurité : la structure des couches dites moléculaires ou réticulaires, et le mode de terminaison des fines expansions des cellules rétiniennes. On ignorait même le mode de connexion entre les pieds des cellules visuelles et les cellules qui interviennent dans la formation de la couche intergranuleuse ou réticulaire externe. C'était donc là la tâche réservée aux chercheurs de la deuxième époque.

La deuxième époque, que l'on pourrait appeler celle du bleu de méthylène et du chromate d'argent, fut inaugurée en 1888 par TARTUFERI et DOGIEL, et continuée par nos travaux et ceux de E. BAQUIS. C'est depuis lors que nous avons acquis des connaissances assez précises sur la terminaison des fibres nerveuses et protoplasmiques de la rétine, grâce à la singulière propriété qu'ont les méthodes d'EHRLICH et de GOLGI de colorer, d'une façon très intense, les prolongements cellulaires les plus délicats, tout en épargnant la plupart des éléments.

(1) KÜHNE : Recherches du laboratoire de physiologie de Heidelberg, 1877; — Idem : *Photochemie der Netzhaut*; Sitzungsb. des natur-histor. medecin. Vereins zu Heidelberg, 1877.

(2) RIVOLTA : *Delle cellule multipolari che formano lo strato intergranuloso nella retina del cavallo*; Giornale di anat., fis. et patolog. degli animali, 1871, anno III.

(3) GOLGI et MANFREDI : *Annotazioni istologiche sulla retina del cavallo*; Accad. di medicina di Torino, 2 agosto, 1876.

(4) RANVIER : *Traité technique d'histologie*, p. 952 et suivantes, 1875.

(5) SCHIEFFERDECKER : *Studien zur vergleichenden Histologie der Retina*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVIII.

(6) KUHNT : *Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut*; Jenaische Zeitschr., Bd. XXIV, 1889.

(7) BORYSIEKIEWICZ : *Untersuchungen über den feineren Bau der Netzhaut*; Wien, 1887.

Tartuferi (1) démontra le premier, en se servant de la méthode rapide de Golgi, la disposition terminale en panache des prolongements ascendants èt descendants des cellules bipolaires, la véritable morphologie de plusieurs spongioblastes et cellules subréticulaires, la présence d'un cylindre-axe dans certaines de ces dernières et, enfin, les détails de la construction des zones réticulaires.

De son côté, Dogiel (2), profitant des avantages de la méthode d'Ehrlich, qu'il modifia pour l'appliquer à la rétine fraiche, confirma chez presque tous les vertébrés une grande partie des découvertes de Tartuferi. En même temps, il fit connaître des faits non moins intéressants, tels que : l'existence de la massue de Landolt chez les poissons, les reptiles et les oiseaux, la présence parmi les spongioblastes de certaines cellules nerveuses munies d'un cylindre-axe descendant. Il démontra que la plupart des spongioblastes de Müller représentent des éléments nerveux spéciaux manquant du prolongement de Deiters, et prouva l'existence des cellules bipolaires déplacées, siégeant sur la couche des grains externes (*cellules subépithéliales* de cet auteur), etc.

Malgré ces remarquables progrès, quelques points demeuraient encore douteux. Comment se fait la terminaison inférieure de la fibre des cônes et des bâtonnets? Les panaches inférieurs des cellules bipolaires constituent-ils des réseaux en continuité avec des arborisations protoplasmiques des éléments ganglionnaires? Quelles sont les variétés des spongioblastes et des cellules de la couche ganglionnaire? La rétine contient-elle aussi des fibres nerveuses centrifuges? A quoi servent les cellules épithéliales, et comment sont-elles disposées pour former la charpente rétinienne?

Voilà les questions principales que nous avons essayé d'étudier depuis 1888, d'après la méthode de Tartuferi. D'abord, nos recherches portèrent sur les oiseaux, où nous eûmes l'occasion de confirmer plusieurs des faits signalés par Tartuferi et Dogiel (3). Nous avons ensuite étendu nos observations aux batraciens, aux reptiles (4), aux mammifères (5) et, très

(1) F. Tartuferi : *Sull anatomia della retina*; Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., 1887.

(2) A. Dogiel : *Ueber das Verhalten der nervosen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vogel und Saugethiere*; Anat. Anzeiger, 1888.

— *Ueber die nervosen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vogel*: Anat. Anzeiger, Mai 1888.

— *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.

(3) R. Cajal : *Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux*; Anatomisch. Anzeiger, 1889, nº 4.

(4) Idem : *Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso*, III. — *La retina de los batracios y reptiles*; Agosto, 1891.

(5) Idem : *Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos*; 10 Diciembre 1891.

récemment (1), aux poissons osseux, dont la structure rétinienne peut servir à éclaircir certains points obscurs chez les mammifères.

Les résultats les plus importants qui découlent de nos recherches sont les suivants :

1° L'existence de fibres centrifuges qui se terminent librement par des arborisations variqueuses au niveau des spongioblastes.

2° La démonstration de la terminaison également libre des fibres des cônes et des bâtonnets, ainsi que celle des panaches supérieurs et inférieurs des cellules bipolaires.

3° L'existence de collatérales dans les prolongements descendants des bipolaires des oiseaux, des reptiles et des batraciens.

4° La présence de plusieurs espèces morphologiques de cellules ganglionnaires et de spongioblastes.

5° La démonstration de ce fait que, chez les oiseaux nocturnes, les mammifères et les téléostéens, les fibres des bâtonnets se terminent par des renflements absolument libres et dépourvus de filaments.

6° La démonstration de l'existence, chez les mammifères et chez les poissons, de deux espèces de cellules bipolaires : bipolaires pour les bâtonnets et bipolaires pour les cônes.

7° L'existence, au niveau de la couche réticulaire externe, de plusieurs fibres arborisées, ascendantes et horizontales.

Le mémoire de BAQUIS (2), concernant la rétine de la martre, parut après notre premier travail sur la rétine. Cet auteur, qui s'est servi aussi de la méthode de GOLGI, constata la plupart des faits signalés par TARTUFERI et DOGIEL, en y ajoutant la description de certaines cellules pyramidales, qu'il considéra comme des éléments nouveaux. Néanmoins, tout en leur reconnaissant une morphologie assez originale, prêtant singulièrement à l'erreur, nous sommes porté à regarder ces éléments comme identiques, au fond, à ceux que TARTUFERI a décrits sous la désignation de *grosse cellule superficiali*; seulement E. BAQUIS a réussi à colorer ces éléments d'une façon plus complète que TARTUFERI, et en a donné aussi une description plus détaillée. Très récemment, DOGIEL (3) les a imprégnés, chez

(1) RAMON Y CAJAL : *La retina de los teleosteos y algunas observaciones sobre la de los vertebrados superiores*. Trabajo leido ante la sociedad espanola de Historia natural, Sesion de 1 Junio de 1892; Anal. de la Soc. Esp. de Hist. Nat., Tomo XXI, 1892.

(2) E. BAQUIS : *Sulla retina della faina*; Anat. Anzeiger, nos 13 et 14, 1890.

(3) A. DOGIEL : *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen*; I. Mittheilung; Arch. f. mik. Anat., Bd XXXVIII, 1890.

l'homme, avec le bleu de méthylène et a signalé encore l'existence d'un cylindre-axe qui, après un cours horizontal très long, descendrait pour se continuer avec une fibre du nerf optique. Il les appelle *grosse sternförmige Zellen*. Ce savant signale, en outre, d'autres faits que nous analyserons plus loin, lorsque nous exposerons les résultats de nos recherches sur la rétine des mammifères.

Le mémoire actuel contiendra le résumé de tous nos travaux sur la rétine, parus en langue espagnole et, par suite, très peu connus des savants, ainsi que l'exposé des nouvelles recherches entreprises sur les cinq classes des vertébrés, recherches dont les résultats élargissent notablement, et même rectifient sur quelques points, nos descriptions antérieures.

La conclusion générale qui se dégage de nos travaux, c'est l'unité de structure de la rétine dans la série animale. On peut affirmer que les seules variations anatomiques qu'on y rencontre portent sur l'épaisseur relative des couches, et sur la forme et l'épaisseur des bâtonnets et des cônes. Ce sont surtout les bâtonnets qui, soit par leur plus ou moins grande épaisseur, soit par la forme et la dimension de leur pied terminal dans la couche réticulaire externe, donnent lieu à des modifications notables; celles-ci, dans bien de cas, sont si caractéristiques qu'elles permettent de déterminer la classe de vertébrés dont on fait l'étude. Par contre, les cônes, sauf quelques variations de détail, présentent une morphologie à peu près constante.

On comprend bien que toute modification dans le volume et la forme des pieds des bâtonnets entraînera, d'une manière corrélative, des variations dans les panaches ascendants des cellules bipolaires, et même des éléments subréticulaires (cellules étoilées de Dogiel); ces variations, nous le verrons bientôt, sont de nature à faire distinguer très nettement les bipolaires qui sont en relation avec les bâtonnets de celles qui sont associées à l'activité des cônes. Il est clair que ces distinctions seront très difficiles ou même impossibles à constater chez les animaux, où les pieds des bâtonnets se comportent de la même façon que ceux des cônes, comme cela arrive dans la rétine des batraciens et des oiseaux.

MÉTHODES DE RECHERCHES

Dans nos recherches sur la rétine, nous avons employé de préférence les méthodes de Golgi et d'Ehrlich. De plus, nous avons essayé tout récemment, avec des résultats un peu inconstants, le procédé de Cox, recom-

mandé par W. KRAUSE (1). Les effets obtenus avec ces trois méthodes concordent sur les points les plus importants de la structure de la rétine. Mais, au point de vue de la finesse des imprégnations et de la facilité à suivre les fibrilles, la méthode qui nous a rendu les meilleurs services est la méthode rapide au chromate d'argent, déjà appliquée par TARTUFERI. C'est pour cela que la plupart de nos figures représentent des éléments colorés en noir par ce réactif.

En général, nous avons employé la coloration au bleu de méthylène comme un moyen de contrôle des faits révélés par la méthode de GOLGI. Elle peut donner aussi, comme l'a démontré DOGIEL dans ses remarquables mémoires, des résultats très brillants et tout à fait nouveaux. Mais, en général, nous l'avons trouvée d'une efficacité analytique inférieure à la méthode de GOLGI. En effet, le bleu de méthylène ne colore ni les fibres des cônes et des bâtonnets, ni leurs renflements inférieurs; il n'imprègne pas les fibres de MÜLLER, ni les prolongements nerveux centrifuges, ni plusieurs variétés de cellules ganglionnaires et de spongioblastes. Ajoutons aussi que l'imparfaite transparence de la rétine, fixée soit au picrate d'ammoniaque, soit dans le mélange de ce réactif et d'acide osmique recommandé par DOGIEL, empêche d'ordinaire de suivre les plus fines expansions nerveuses et protoplasmiques. C'est là ce qui rend compte de la pauvreté de ces expansions dans les figures de DOGIEL et de quelques erreurs commises par ce savant, par exemple, l'existence de réseaux nerveux entre les prolongements protoplasmiques, contrairement à tout ce que nous ont appris les recherches de HIS, FOREL, KÖLLIKER, VON LENHOSSECK, VAN GEHUCHTEN, RETZIUS et les nôtres.

Du reste, dans l'application du bleu de méthylène nous suivons fidèlement la manière d'opérer de DOGIEL. Seulement, au lieu d'extraire la rétine et de la placer avant la coloration sur un porte-objets lubrifié par l'humeur vitrée, nous conservons la membrane en place, c'est-à-dire avec l'hémisphère postérieur de l'œil, et nous la traitons à plusieurs reprises, pendant 1 à 2 heures, avec la solution de bleu de méthylène. Il va sans dire qu'avant l'action de ce réactif le corps vitré doit être enlevé, et que la pièce doit se conserver, pendant la coloration, dans la chambre humide.

(1) W. KRAUSE : *Demonstrationen von Praparaten der Retina von der Taube, Gans, Amsel, etc.* — Scéances de l'anatomische Gesellschaft, 18 et 20 mai 1891, München.

Nous fixons, pendant deux heures, dans le picrate d'ammoniaque, et nous conservons la rétine dans le mélange de picrate ammonique et de glycérine. Un séjour de 24 heures dans le liquide fixateur, ainsi que cela est conseillé par DOGIEL, nous semble peu recommandable, parce que la rétine se gonfle excessivement et que la coloration pâlit plus ou moins.

Tout récemment, APATHY (1) a proposé comme substance conservatrice une solution sirupeuse de gomme arabique et de sucre. Nous l'avons dernièrement essayée avec des résultats assez satisfaisants.

On peut aussi transformer une préparation ordinaire, fixée au picrate d'ammoniaque, en une préparation absolument inaltérable, montée au baume sec ou dans la résine d'AMMAR dissoute dans le xylol. On commence par placer la pièce sur un porte-objets que l'on maintient chauffé au moyen de l'étuve, puis on laisse tomber sur la préparation une ou deux gouttes d'une solution concentrée de gélatine transparente (gélatine 2, eau 5, solution saturée de picrate d'ammoniaque 2 ou 3 gouttes), qui doit rester liquide durant 4 ou 5 minutes afin de faciliter la pénétration de la gélatine dans l'épaisseur du tissu. Ensuite, on couvre la pièce avec une lamelle en exerçant une faible pression afin d'étendre ses rides et d'empêcher son ratatinement; finalement, après refroidissement, on enlève le couvre-objets auquel la préparation reste généralement adhérente, on laisse sécher à l'air libre, et on monte sur porte-objets enduit de baume ou de résine d'AMMAR dissoute au xylol. Le tissu devient alors très transparent, et la coloration des cellules se conserve très fidèlement.

Cependant les couches de la rétine desséchée se raccourcissent beaucoup, et il est souvent difficile de déterminer le plan où résident les éléments imprégnés. C'est pour cela que nous n'employons ce procédé de conservation que pour les préparations offrant un seul plan d'éléments colorés. D'ailleurs, on obtient encore de meilleurs résultats sur les autres tissus : terminaisons nerveuses dans la cornée, vessie de la grenouille, fibres musculaires striées, etc.).

La méthode rapide de GOLGI, si précieuse par la netteté de ses révélations, est un peu inconstante sur les petites rétines des poissons, des reptiles et des batraciens. En général, on peut affirmer que plus la rétine est mince, plus il est difficile d'obtenir de bonnes imprégnations. C'est pourquoi nous devons choisir, parmi les animaux de même genre ou de même fa-

(1) APATHY : *Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke*; Zeitschr. für wissenschaftliche Mikroskopie, Bd IX. H. I, 1892.

mille, ceux dont les yeux sont les plus volumineux. On obtient, par exemple, presque toujours des colorations très satisfaisantes chez le *Lacerta viridis*, alors que, dans les mêmes conditions, il est presque impossible de réussir avec les petites rétines du *Lacerta agilis*.

Même dans les petites rétines, comme celles de la grenouille, du *Lacerta agilis*, de la couleuvre, etc., on réussit très souvent en employant, au lieu de la méthode rapide ordinaire, celle à *double imprégnation* que nous avons conseillée (1) pour d'autres centres nerveux, et qui a été récemment appliquée avec succès par VAN GEHUCHTEN (2) et RETZIUS (3).

Voici comment nous procédons :

1. Immersion de l'hémisphère postérieur de l'œil, après enlèvement de l'humeur vitrée, dans le mélange osmio-bichromique ordinaire : bichromate de potasse à 3 0/0, 20; solution d'acide osmique à 1 0/0, 5 ou 6.

2. Après 24 ou 48 heures d'action du mélange, on égoutte les pièces sur papier buvard pour en extraire l'excès de liquide, et on les plonge pendant 24 heures dans la solution de nitrate d'argent cristallisé à 0,75 ou 1 0/0.

3. On plonge les pièces, sans lavage préalable, dans le même mélange osmio-bichromique, en cas que ce liquide contienne encore de l'acide osmique. S'il en est dépourvu par épuisement, on ajoute quelques gouttes d'acide osmique frais. Nous employons souvent un autre mélange fraîchement préparé, mais qui contient moins d'acide osmique (20 cent. cube de bichromate et 2 ou 3 de la solution d'acide osmique à 1 0/0). Une plus grande proportion d'acide osmique, par exemple, celle que possède le mélange osmio-bichromique normal, n'empêche pas la réaction, mais elle rend souvent les pièces trop fragiles. Ce bain agit pendant 24 ou 36 heures.

4. Nouvelle immersion des pièces, durant un jour au moins, dans la solution de nitrate d'argent à 0,75 pour 100 au minimum.

5. Les pièces sont mises quelques minutes dans l'alcool à 40°, enrobées superficiellement dans la paraffine, coupées en tranches épaisses, etc. Afin de faciliter l'enrobage, nous montons la rétine sur un bloc de paraffine, en ayant soin d'opérer rapidement avec un scalpel chauffé à la lampe, pour y fixer la pièce sans que la matière d'inclusion pénètre dans la trame réti-

---

(1) CAJAL : *Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères*; La Cellule, t. VII, 1 fasc. — et *Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso*, Agos. 1891.

(2) VAN GEHUCHTEN : *Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammifères et chez l'homme*; La Cellule, t. VIII, 1 fasc., 1892.

(3) G. RETZIUS : *Biologische Untersuchungen*, Neue Folge, III, 2; *Die Endigungsweise der Gehornerven, etc.*, Stockholm, 1892.

nienne, et avant que la dessiccation puisse la rétracter ou la briser. On lave les coupes à l'alcool à 40°, pendant 1 heure; on les éclaircit dans l'essence de girofle, on les lave sur le porte-objets avec du xylol, pour en extraire l'essence et la paraffine et, finalement, on les monte, comme d'ordinaire, dans une solution de résine d'Ammar au xylol, qu'on laisse durcir en couche mince.

Le plus grave inconvénient que l'on doit surmonter, lorsqu'on se propose d'étudier les couches les plus internes de la rétine, est la présence de dépôts superficiels de chromate d'argent cristallisé. J'ai réussi cependant à éliminer ces dépôts en recouvrant la rétine, avant la submersion dans le bain d'argent, tantôt d'une couche très mince de celloïdine (qu'on ne doit pas laisser se dessécher avant l'immersion dans le bain d'argent), tantôt de tissus frais et très mous, par exemple, la membrane péritonéale, etc.

Mais le procédé le plus facile et celui dont les résultats sont les plus satisfaisants, c'est le suivant, que l'on pourrait appeler *procédé d'enroulement*. Une fois l'humeur vitrée enlevée, on coupe la rétine autour de la papille au moyen d'un emporte-pièce ou d'un scalpel bien tranchant; puis on la détache doucement de la choroïde, au moyen d'un pinceau fin. On procède alors avec le plus grand soin à l'enroulement. Il s'agit de plisser ou d'enrouler la rétine, de telle manière que tous ses plis restent en contact, pour transformer ainsi cette membrane en une masse nerveuse, épaisse et à peu près cylindrique ou sphéroïdale. Afin d'éviter le déroulement dans le mélange, on enduit très rapidement et superficiellement le bloc rétinien de celloïdine fluide (solution à 2 0/0); on attend quelques secondes la coagulation de celle-ci, et, sans perte de temps, on plonge le tout dans le mélange osmiobichromique. La rétine enroulée se durcit comme une masse compacte, conservant sa cohésion pendant l'exécution des coupes, qui peuvent comprendre toute l'épaisseur du bloc. Lorsqu'on examine ces coupes au microscope, on rencontre la rétine sectionnée dans toutes les directions, tantôt en travers, tantôt d'une façon parallèle à son plan, tantôt d'une manière oblique.

On évite d'une manière absolue, par le procédé de l'enroulement, la formation de dépôts sur les faces de la rétine; on en trouve seulement dans la partie périphérique du bloc, dans le premier tour d'enroulement. Un autre avantage consiste en ce que, la pièce ayant une épaisseur assez grande, un excès de durcissement général n'est pas à craindre. En effet, quel que soit le temps d'action du mélange (1, 2 ou 3 jours), il y aura toujours des zones plus ou moins profondes, où le durcissement se trouvera dans des conditions favorables à la réaction. Nous devons à cette méthode la découverte des

fibres nerveuses arborisées dans la couche réticulaire externe, l'imprégnation totale de la couche des fibres du nerf optique, celle des éléments névrogliques de la zone des fibres optiques, et la poursuite complète des arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires et des spongioblastes, dont l'étendue atteint très souvent quelques dixièmes de millimètre. Il va sans dire que nous combinons ce procédé avec celui de l'imprégnation double ou même triple, décrit plus haut.

L'enroulement est particulièrement appliquable à la rétine des mammifères; toutefois il donne aussi de bons résultats chez tous les autres vertébrés. Lorsque la rétine est de moyenne étendue (lapin, chien), on peut en faire un seul bloc; mais chez les grands mammifères (cheval, bœuf, mouton, etc.), on doit la diviser en 2 ou 3 pièces, afin d'éviter le durcissement incomplet des zones centrales.

Enfin, ajoutons, pour terminer, que nous avons fait usage des procédés courants de fixation et de coloration de la rétine : carmin aluné, fuchsine acide, hématoxyline d'après la méthode de WEIGERT-PAL, etc., afin de mieux déterminer, par l'examen des noyaux, la position des cellules trouvées dans nos préparations au chromate d'argent. Les coupes minces, faites dans les rétines imprégnées par la méthode de COX, ont l'avantage de pouvoir se colorer ultérieurement par le carmin de GRENACHER, sans altération sensible du précipité mercuriel.

I.

Rétine des téléostéens.

PLANCHE I.

Parmi les auteurs qui se sont occupés de la rétine des téléostéens, il faut surtout citer M. SCHULTZE(1), W. MÜLLER(2), REICH(3), HANNOVER(4), DENISSENKO(5), RETZIUS(6), et particulièrement W. KRAUSE (7), qui a étudié très soigneusement un grand nombre de familles de cet ordre de poissons.

---

(1) M. SCHULTZE : Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. II, s. 200, 1866.

(2) W. MÜLLER : *Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere;* Beiträge zur Anat. u. Physiol , als Festgabe Carl Ludwig zum 14. October 1874, gewidmet von seinen Schülern. II. Heft. 1875.

(3) REICH : Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht der Anatomie u. Physiologie f. 1873 u. 1875.

(4) HANNOVER : *La rétine de l'homme et des vertébrés*, 1876.

(5) G. DENISSENKO : Arch. f. mikroskopische Anatomie, Bd. XIX, 1881.

(6) G. RETZIUS : *Biologische Untersuchungen*; Jahrgang I, 1881, Jahrgang II, 1882.

(7) W. KRAUSE : *Die Retina — II, Die Retina der Fische*; Internat. Monatschrift f. Histol. u. Anat., Bd. III, 1886.

Les recherches de ces auteurs, faites avec les méthodes anciennes, ont montré, dans la rétine des téléostéens, une structure très semblable à celle des autres vertébrés, à part quelques modifications affectant les cellules subréticulaires, et certaines particularités de conformation des bâtonnets (bâtonnets géants en forme de massue, etc.).

Nous avons fait usage des méthodes de Golgi et d'Ehrlich, avec l'espoir de trouver, chez ces animaux, une structure rétinienne dont la simplicité pouvait servir à mieux interpréter celle des oiseaux, des reptiles et des mammifères, qui est très compliquée.

A cause de la difficulté de nous procurer les matériaux d'étude nécessaires, nous avons dû limiter notre travail à un petit nombre de familles et d'espèces : parmi les *Percidæ*, la *Perca fluviatilis* et le *Box salpa*, et parmi les *Cyprinidæ*, le *Cyprinus carpio*, la *Tinca vulgaris* et le *Barbus fluviatilis*.

Pour le nombre et la nomenclature des couches rétiniennes, nous suivrons les auteurs classiques, notamment Schwalbe et Ranvier. Cependant nous avons introduit quelques modifications qui nous semblent nécessaires pour la clarté et la facilité de l'exposition. Car nos vues sur la morphologie et la signification de certains éléments se sont profondément transformées dans ces derniers temps ; c'est pourquoi nous ne saurions maintenir des appellations telles que : *couches réticulaires*, *neurospongium*, *couches moléculaires*, *spongioblastes*, *couches granuleuses*, *etc.*, désignations qui rappellent soit l'aspect extérieur grossier et banal des éléments, soit des conceptions erronées de structure ou d'histogénèse.

Du reste, la nomenclature suivante a un caractère provisoire, reposant de préférence sur la morphologie.

Elle offre l'avantage de ne pas sanctionner des erreurs ni des préjugés quant à l'origine ou à la fonction des éléments rétiniens.

1. Couche épithéliale ou pigmentaire.
2. Couche des cellules visuelles (cônes et bâtonnets).
3. Couche des corps des cellules visuelles (grains externes).
4. Couche plexiforme externe (intergranuleuse, moléculaire ou réticulaire externe des auteurs).
5. Couche des cellules horizontales (cellules étoilées, cellules concentriques, corpuscules basals, etc., des auteurs).
6. Couche des cellules bipolaires *(ganglion retinæ)*.

7. Couche des cellules *amacrines* (1) (spongioblastes de MÜLLER, etc.).

8. Couche plexiforme interne (moléculaire ou réticulaire interne, *neurospongium*, plexus cérébral, etc.).

9. Couche des cellules ganglionnaires *(ganglion nervi optici).*

10. Couche des fibres optiques.

Nous étudions à part les cellules de MÜLLER ou de soutènement, ainsi que les corpuscules névrogliques ou en araignée. Quant aux membranes limitantes externe et interne, elles ne peuvent être considérées comme des couches indépendantes, puisqu'elles ne sont que les limites des fibres de MÜLLER; leur étude se fera avec celle de ces dernières.

Couche des cellules visuelles.

Les cônes et les bâtonnets des téléostéens sont, comme on le sait, d'une longueur énorme. Ils ne se colorent pas par le bleu de méthylène, sauf leurs corpuscules ellipsoïdes qui acquièrent une couleur foncée, comme l'a déjà mentionné DOGIEL pour la rétine des ganoïdes. En revanche, le chromate d'argent est très efficace; mais il se fixe presque exclusivement sur le segment interne des bâtonnets et des cônes.

Le segment interne du bâtonnet est très long et très fin, ressemblant par sa ténuité et ses varicosités à une fibre nerveuse. Souvent il offre au niveau des noyaux des cônes, c'est-à-dire près de la membrane limitante externe, une varicosité fort volumineuse, FIG. 1, *b*, PL. I.

Le segment interne des cônes est fort robuste, contrastant ainsi avec celui du bâtonnet. Dans sa portion plus interne, immédiatement en dehors de la membrane limitante, il présente un noyau ellipsoïde entouré d'une couche mince de protoplasme. Le diamètre du cône augmente en dehors du noyau, pour diminuer progressivement, FIG. 1, *a*, PL. I.

Couche des corps des cellules visuelles.

Tous les noyaux que l'on voit dans cette zone appartiennent aux fibres des bâtonnets; les cônes n'y participent que par leur fibre terminale.

Le corps du bâtonnet est très petit, ressemblant à celui des mammifères. Il se compose, presque exclusivement, d'un noyau ovoïde ou ellipsoïde qui, sur les préparations colorées au chromate d'argent, apparaît en couleur

(1) Dans le but d'éviter l'emploi, soit de mots induisant en erreur, soit de longues périphrases, nous employons pour désigner les spongioblastes de MÜLLER, dépourvus de cylindre-axes, l'expression de *cellules amacrines*, de : α, particule privative, μακρός, long, et ινος, fibre.

café-clair. Les fibres des bâtonnets sont fort délicates, variqueuses et flexueuses; elles se terminent, à des niveaux différents, dans la portion externe de la zone plexiforme voisine, au moyen d'un renflement sphérique ou irrégulier, tout à fait libre et dépourvu d'expansions, FIG. 1, *c*, PL. I.

Lorsqu'on examine, sur une coupe colorée au carmin, la région où se réunissent les renflements terminaux des bâtonnets, on y observe un aspect pâle, granuleux, parfois comme vacuolé. Cette bande pâle, qui se distingue très bien de la portion inférieure de la couche plexiforme externe, pourrait s'appeler *couche des sphérules des bâtonnets*.

Quant à la fibre du cône, elle est beaucoup plus épaisse et plus rectiligne que celle du bâtonnet, FIG. 1, PL. I, et elle se termine au-dessous, suivant la disposition classique bien connue par les recherches de MAX SCHULTZE, au moyen d'un épaississement conique à base inférieure munie d'expansions fines, variqueuses et finissant librement à des distances variables.

Il faut remarquer que la base, ou pied du cône, descend beaucoup plus au sein de la couche plexiforme que les renflements terminaux des bâtonnets, et atteint généralement la limite inférieure de cette couche. Néanmoins on y trouve aussi, par exception, quelques sphérules des bâtonnets.

Couche plexiforme externe.

C'est un plexus fort compliqué, résultant du mélange des expansions protoplasmiques et des arborisations nerveuses terminales. On y peut distinguer deux zones : la zone *profonde*, constituée par les pieds des cônes, les panaches supérieurs de certaines cellules bipolaires et les arborisations terminales des fibrilles nerveuses ascendantes; la zone *superficielle*, formée par la réunion de la plupart des sphérules terminales des bâtonnets et les prolongements ascendants de certaines bipolaires géantes (bipolaires pour les bâtonnets). Il faut y joindre encore des expansions communes à ces deux zones; celles très nombreuses qui proviennent des trois rangées des cellules horizontales (subréticulaires, étoilées, etc., des auteurs).

Couches des cellules horizontales.

Ces éléments, très volumineux, sont arrangés en trois couches superposées, qui remplissent à peu près la moitié externe de la zone *des grains internes* des auteurs. Nous les diviserons, suivant la rangée qu'ils occupent, en : *éléments horizontaux externes*, *éléments horizontaux intermédiaires* et *éléments horizontaux internes*.

Cellules horizontales externes, FIG. 2, *a*, PL. I. Elles correspondent à la *membrana fenestrata* de W. KRAUSE, et aux *cellules concentriques intermédiaires* de SCHIEFFERDECKER, et sont disposées en une rangée très serrée, placée immédiatement en dessous de la zone plexiforme externe. Malgré quelques essais de coloration avec le bleu de méthylène, il ne nous a pas été possible d'imprégner ces éléments; en revanche, on réussit avec la méthode de GOLGI. Ils apparaissent sur les coupes sous la forme de masses noires, épaisses, quadrilatérales ou irrégulières, dont la surface externe se prolonge en des expansions courtes, ascendantes et finissant par des bouts arrondis dans l'épaisseur de la zone plexiforme superposée. Des bords de ces cellules, ou de quelques-uns des prolongements plus périphériques, part une expansion fine et longue, que l'on peut considérer comme un cylindre-axe à marche horizontale, FIG. 2, *a*, PL. I. La destinée de ce prolongement nerveux a échappé à nos recherches. Cependant, à en juger par analogie, nous pourrions supposer qu'il se termine librement, au moyen d'une ramification variqueuse, dans le sein même de la zone plexiforme; car c'est ainsi que se terminent, comme nous le verrons sous peu, les expansions nerveuses des mêmes éléments chez les oiseaux.

La face inférieure des cellules horizontales de la première file n'émet pas de prolongements; mais quelques branches divergentes partent toujours de leur contour, s'élèvent obliquement et se perdent dans la zone plexiforme immédiate. La présence de ces appendices donne à ces éléments, lorsqu'ils sont examinés de face, une forme étoilée bien décrite par les auteurs, notamment par H. MÜLLER, W. KRAUSE et SCHIEFFERDECKER.

Le contact intime qui maintient entre eux les bords et les prolongements des cellules horizontales externes ne permet pas de reconnaître s'il existe des anastomoses entre leurs expansions protoplasmiques. Nous pensons cependant que les réseaux, décrits par KRAUSE (*membrana fenestrata*) et SCHIEFFERDECKER, ne sont que des apparences dépendant de la presque impossibilité de distinguer, sur les coupes horizontales de la rétine colorées par les procédés courants, les contours des expansions protoplasmiques; car celles-ci sont fort pâles,aplaties et s'entrecroisent sur un plan horizontal relativement mince. En outre, il faut se rappeler que, chez les autres vertébrés, il est facile de démontrer l'indépendance de ces expansions, et, même chez les téléostéens, le doute n'est pas possible en ce qui concerne les prolongements protoplasmiques ascendants, terminés, comme le montre la FIG. 2, PL. I, au moyen de bouts arrondis.

Entre les bords des cellules horizontales externes, restent des espaces pour permettre le passage des prolongements externes des cellules bipolaires, ainsi que pour loger les appendices ascendants des éléments horizontaux de la deuxième rangée. Ces espaces ont été bien décrits par W. KRAUSE, qui les a pris pour les perforations d'une membrane granuleuse continue; SCHWALBE (1) et SCHIEFFERDECKER les ont bien vus et bien figurés.

Cellules horizontales de la deuxième file. Elles sont disposées en couche presque continue en dessous des précédentes, auxquelles elles se rattachent complétement par leurs propriétés morphologiques. Le corps de ces éléments est plus aplati que celui des corpuscules superposés; de sa face supérieure, ainsi que de ses bords, partent 3, 4 ou un plus grand nombre d'expansions épaisses, FIG. 2, *b*. Celles-ci, après avoir passé entre les cellules horizontales externes, se terminent par des ramifications courtes, descendantes et aboutissant à la portion la plus externe de la couche plexiforme immédiate. Ces ramilles sont digitiformes, et semblent se mettre en contact avec les sphères terminales des bâtonnets.

De même que dans les cellules de la première rangée, on peut très souvent en poursuivre une fine expansion longue, horizontale, dépourvue de ramifications et ayant toutes les apparences d'un prolongement nerveux. Nous ne sommes pas parvenu à mettre en évidence la façon dont elle se termine.

Les cellules horizontales moyennes ont été assez bien décrites et figurées par W. KRAUSE, RETZIUS, SCHWALBE, REICH et SCHIEFFERDECKER, dont les observations ont porté de préférence sur le brochet. D'après KRAUSE, ces éléments se comporteraient d'une manière analogue aux cellules horizontales externes; en s'anastomosant en un réseau horizontal et continu, ils constitueraient ce que ce savant appelle *membrana perforata*.

Les perforations, très visibles dans les coupes horizontales de la rétine, correspondent à des interstices que laissent ces éléments pour le passage des prolongements périphériques des bipolaires.

Ainsi que cela ressort de ce que nous venons d'exposer, les cellules horizontales doivent être considérées comme de véritables cellules nerveuses. Chez les vertébrés supérieurs, c'est là, on peut l'affirmer, un fait parfaitement démontré, grâce aux recherches de DOGIEL, de TARTUFERI et aux nôtres. Mais, cette démonstration n'ayant pas encore été fournie pour les poissons, on comprend bien que SCHIEFFERDECKER fasse rentrer ces

(1) SCHWALBE : *Handbuch des gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch*; Bd. I, 1874.

cellules dans son *système de soutènement* sous le nom de *cellules concentriques, moyennes et internes.*

Chez les *ganoïdes*, Dogiel (1) a signalé l'existence de certains éléments arrondis ou ovoïdes, placés en dessus de la couche plexiforme externe, et qu'il a appelés *cellules subépithéliales.* Ces éléments, qui correspondent évidemment aux *cellules compensatrices* (Ersatzzellen) de Krause, ont été trouvés chez les téléostéens par Schiefferdecker, qui les considère comme formant la rangée la plus externe de son système cellulaire de soutènement (*ses cellules concentriques externes*). D'après le dernier mémoire de Dogiel (2), ces éléments se trouveraient aussi dans la rétine humaine, et ils ne seraient que des cellules bipolaires déplacées. Quant à nous, malgré nos essais de coloration par les deux méthodes de Golgi et d'Ehrlich, il nous a été impossible de les mettre en évidence; c'est pourquoi nous ne saurions nous prononcer à l'égard de leur existence chez les téléostéens. En revanche, ainsi que nous le verrons plus bas, ils sont très abondants et caractéristiques chez les batraciens et les reptiles.

Cellules horizontales internes ou de la troisième rangée. Il s'agit de corpuscules très longs, fort épais, placés horizontalement au-dessus de la couche des cellules bipolaires. Leur forme est celle d'un fuseau, ou d'une demi-lune, à concavité supérieure, fig. 2, *e*, *g*, *f*, Pl. I. D'ordinaire, le corps cellulaire émet par ses extrémités opposées deux expansions larges, horizontales, à contour grossier, qui s'étalent sur une grande étendue. D'abord, ces prolongements sont coniques, offrant des épaississements et des rétrécissements successifs; mais, à mesure qu'ils s'éloignent du corps cellulaire, ils deviennent de plus en plus minces et lisses. L'un d'eux, après un parcours très long, prend l'aspect d'un cylindre-axe se rapprochant progressivement de la zone plexiforme externe, où il semble aboutir. L'autre expansion marche également plus ou moins horizontalement, se bifurque parfois et se rend aussi à la couche plexiforme, où elle finit d'une façon encore énigmatique. Par son aspect âpre et grossier, ce prolongement semble être une branche protoplasmique. Parfois, ce bras protoplasmique avait près de son origine un renflement ovoïde, très semblable à celui du corps; on dirait qu'il s'agit d'un corpuscule à deux noyaux, fig. 2, *f*, Pl. I.

(1) Dogiel : *Die Retina der Ganoiden*; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXII, 1883.

(2) Dogiel : *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen;* Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII.

Les éléments fusiformes sont très abondants chez les téléostéens, où ils se disposent en une zone d'aspect plexiforme, parsemée de vacuoles claires et traversée par des fibres horizontales. Cette apparence fibrillaire n'a pas échappé à la sagacité des auteurs. Ainsi M. SCHULTZE et SCHWALBE la mentionnent déjà. Ils l'interprètent en supposant l'existence, au-dessus des spongioblastes, d'un plexus nerveux *(plexus externe)* en continuation avec les filaments provenant des pieds des bâtonnets et des cônes. W. KRAUSE, ayant été frappé surtout par les vacuoles irrégulières interrompant la continuité de la région des grains internes, désigne cet endroit de la rétine sous le nom de *stratum lacunosum*. Mais c'est à SCHIEFFERDECKER que revient le mérite d'avoir dissocié les cellules fusiformes et d'avoir reconnu leurs propriétés morphologiques. Cet auteur considère ces éléments comme une variété de cellules de soutènement, se caractérisant surtout par le manque de noyau (*Kernlose concentrische Zellen*). Les cellules fusiformes, figurées par SCHIEFFERDECKER, correspondent assez bien à celles que nous avons colorées chez les percides et les cyprinides par le chromate d'argent; mais nous ne saurions pas les considérer comme des corpuscules de soutènement, attendu qu'elles montrent très nettement la présence d'un prolongement cylindraxil, et qu'elles manquent, en outre, des caractères morphologiques des cellules de névroglie. Quant au noyau, nous croyons que SCHIEFFERDECKER, par une cause quelconque, n'est pas arrivé à le colorer. Car se serait un fait bien étrange que la présence, dans la rétine, de corpuscules nerveux dépourvus de noyau, alors que tous les éléments nerveux et névrogliques que nous connaissons en sont pourvus. Du reste, il n'est pas rare de trouver cet organe dans quelques cellules fusiformes imprégnées par la méthode de GOLGI; lorsque cela arrive, il se révèle, comme sur plusieurs autres éléments, par exemple sur les cellules bipolaires, sous la forme d'un corps central arrondi, dépourvu de précipité noir.

Les trois rangées de cellules horizontales que nous venons de décrire ne représentent pas une disposition particulière aux poissons; elles se trouvent plus ou moins modifiées, ainsi que l'ont démontré W. KRAUSE et SCHIEFFERDECKER, chez tous les vertébrés. Cependant, ce sont les mammifères qui, à ce point de vue, se rapprochent le plus des poissons; car la rétine de l'homme, du chien, du veau, etc., montre aussi trois files de grosses cellules horizontales. La difficulté principale concerne la détermination des éléments qui, dans la rétine des mammifères, représentent les cellules fusiformes des poissons.

A quoi servent les corpuscules horizontaux de la rétine? Dans l'état actuel de la science, tout ce que l'on pourrait en affirmer serait prématuré. Cependant, à titre de conjecture, et dans la supposition que les cylindre-axes de ces éléments se terminent par des arborisations libres en dessous des pieds des bâtonnets — ces terminaisons, ainsi que nous le verrons plus bas, ont déjà été constatées chez les oiseaux et les mammifères, — nous inclinons à attribuer aux dits éléments un rôle d'association transversale des cellules visuelles. Par exemple, chaque cellule horizontale de la 1e file relierait un groupe de bâtonnets et de cônes avec un autre placé à des distances plus ou moins considérables. Les éléments de la 2e et ceux de la 3e rangée auraient une fonction analogue, mais, ayant un cylindre-axe plus long, l'association transversale pourrait s'établir entre deux groupes de cellules visuelles siégeant à une plus grande distance.

Couche des cellules bipolaires.

Nos recherches nous ont permis d'établir un fait de quelque importance, à savoir que, chez les téléostéens, il existe deux espèces de cellules bipolaires : 1° *les cellules géantes*, spécialement en relation avec les bâtonnets; 2° *les petites cellules*, particulièrement affectées aux cônes. Ces deux classes d'éléments s'imprègnent tant par le chromate d'argent que par le bleu de méthylène, FIG. 1, PL. I.

Bipolaires géantes. Il s'agit de corpuscules fusiformes très robustes, qui, mélangés à ceux de la petite variété, constituent une zone serrée, quelque peu irrégulière, située au-dessus des spongioblastes des auteurs. Ils possèdent deux prolongements : l'un ascendant, l'autre descendant.

Le *prolongement ascendant* a une épaisseur considérable et un contour irrégulier. Il monte presque en ligne droite jusqu'à la couche plexiforme externe; là il se résout en un panache très riche, d'une grande élégance et dont les fibres, plusieurs fois ramifiées, se terminent librement entre les sphérules des bâtonnets, au moyen de très petites nodosités, FIG. 1, *j*.

Comme le panache ascendant est souvent très étendu, il arrive qu'une seule bipolaire peut se relier par contiguité à un grand nombre de bâtonnets. Sous ce rapport, on trouve des variétés. Certaines bipolaires possèdent un panache supérieur si réduit, qu'il se met à peine en rapport avec 4 à 9 sphérules de bâtonnet; tandis qu'on en trouve d'autres dont le panache ascendant peut s'articuler avec 20 ou 25 sphérules.

Le *prolongement descendant* présente également une grande épaisseur en comparaison de celui des petites bipolaires. Il s'abaisse presque en ligne droite jusqu'à la partie inférieure de la couche plexiforme interne, où il finit par un pied conique, à base inférieure fort inégale et pourvu très souvent d'excroissances latérales, très variqueuses et grossières, FIG. 1, *f*. Ces pieds s'adaptent intimement à la face supérieure plus ou moins sinueuse des cellules ganglionnaires, ou aux côtés des grosses tiges ascendantes de ces dernières, en y établissant une véritable articulation par contact. Cette intéressante connexion s'aperçoit très nettement en examinant dans l'alcool des coupes de rétines bien imprégnées.

La grande majorité des cellules bipolaires géantes que nous avons réussi à observer en entier finissaient à l'endroit mentionné, c'est-à-dire, au-dessus des éléments ganglionnaires ; mais, parfois nous en avons remarqué aussi dont le pied terminal allait s'étaler sur un plan plus externe, FIG. 1, PL. I, *i*.

Quant à l'espèce d'élément ganglionnaire sous-jacent, destiné à recevoir les pieds des bipolaires géantes, elle est très difficile à déterminer : toutefois, il nous a paru qu'elle appartenait à la variété des cellules ganglionnaires à taille géante ou à moyenne dimension, FIG. 1, *h*.

Les cellules bipolaires, dont le panache supérieur est petit, portent aussi en dessous un pied plus réduit et plus simple.

Bipolaires petites. Leur corps est petit, fusiforme ou ovoïde, ayant une mince couche de protoplasme périnucléaire. Ces éléments possèdent aussi deux prolongements : l'un *ascendant*, l'autre *descendant*.

Le *prolongement ascendant*, très délicat, souvent flexueux, monte entre les cellules horizontales superposées et atteint la couche plexiforme externe, où il se décompose en une élégante radiation aplatie, à fibrilles délicates, longues et presque droites, FIG. 1, *e*. Ces filaments terminaux sont disposés en un plexus horizontal peu épais, placé sur la limite inférieure de la zone plexiforme externe, précisément en dessous des pieds des cônes, auxquels ils semblent toucher d'une manière toute spéciale.

La minceur et la longueur extrêmes de ces filaments, ainsi que leur marche parfaitement horizontale dans la partie la plus profonde de la couche plexiforme externe, permettent de distinguer fort aisément le panache des petites cellules bipolaires *destinées aux cônes*, de celui des bipolaires géantes *destinées aux bâtonnets*.

Le prolongement descendant est également grêle et un peu flexueux; il traverse les rangées de cellules amacrines, ou spongioblastes des auteurs. Aux divers étages de la couche plexiforme interne, il se résout en une arborisation terminale, courte, grossière, variqueuse et tout à fait libre, FIG. 1, PL. I, *g*.

Parfois, ainsi que cela arrive chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, la tige descendante émet quelques collatérales courtes et noueuses, s'étalant à l'un des étages superposés. Quant à l'extension relative du panache supérieur des petites bipolaires, on peut classer ces cellules en deux variétés :

1° Celles dont le panache supérieur possède une étendue si considérable qu'il peut se mettre en contact avec un grand nombre de pieds des cônes (20 ou 30);

2° Celles dont le panache ascendant a une dimension si réduite qu'il arrive à peine à toucher le pied de quelques cônes (3 ou 4).

Il résulte de tout ce que nous venons d'exposer, que le mouvement spécifique amené par les cônes et les bâtonnets peut se concentrer plus ou moins sur sa route le long des bipolaires, en raison de l'étendue des panaches ascendants de celles-ci.

Cellules étoilées à petite taille. Dans la couche même des spongioblastes, ou un peu plus au-dessus, nous avons trouvé certains éléments dont les propriétés morphologiques toutes spéciales nous obligent à en faire une classe distincte des autres cellules rétiniennes, FIG. 4, PL. I, *a*, *b*, *d*.

Il s'agit des cellules très petites, de 6 à 10μ, étoilées, triangulaires ou ovoïdes, dont le corps émet un grand nombre d'expansions, que l'on peut distinguer en *ascendantes*, *descendantes* et *horizontales*.

Les *expansions ascendantes* sont très grêles; elles ont la minceur, l'aspect variqueux et la finesse de contour qui caractérisent les cylindre-axes. Elles s'élèvent flexueusement en s'engageant dans les interstices des cellules horizontales, pour gagner la zone plexiforme externe, où elles constituent des arborisations variqueuses horizontales, terminées librement. Les dernières ramilles de ces arborisations sont placées, dans la portion inférieure de la couche plexiforme, en dessous des pieds des cônes, et se mélangent au plexus formé par les panaches des petites bipolaires.

Les *expansions descendantes*, au nombre de 2, 3 ou 4, par suite de leur épaisseur relative et de leur âpreté de contour, paraissent être des branches

protoplasmiques. Elles descendent d'abord jusqu'à la zone plexiforme interne, en la traversant plus ou moins obliquement, pour s'y terminer au moyen d'extrémités variqueuses et libres. Il n'est pas rare de voir ces branches se ramifier dans l'épaisseur même de cette couche. Quelques-unes des ramilles secondaires ont une longueur restreinte, et se rendent à la partie supérieure de la zone plexiforme interne; d'autres, au contraire, sont assez longues, et atteignent souvent la limite inférieure de cette zone, FIG. 4, PL. I, *h*.

Les *expansions horizontales* naissent souvent d'une tige commune, et, par leur épaisseur relative, elles semblent être des prolongements protoplasmiques. D'abord horizontales, elles ne tardent pas à devenir ascendantes; elles se montrent de plus en plus minces et variqueuses, et se terminent dans la couche plexiforme externe par des ramifications horizontales. Pendant leur trajet au-dessus des cellules amacrines, elles émettent quelques fibrilles ascendantes fort délicates qui se comportent à la manière des branches terminales, c'est-à-dire qu'elles se résolvent en dessous des pieds des cônes en arborisations variqueuses et libres. Parfois, la branche terminale, au lieu de devenir ascendante, s'incurve et descend pour se perdre aussitôt dans la couche plexiforme interne.

Bien que nous ne soyons pas encore en mesure de nous prononcer sur la signification de ces éléments irréguliers, nous sommes porté à les regarder comme une variété particulière de petites cellules bipolaires, *destinées aux cônes*. Toutefois, la circonstance que la plupart des expansions ascendantes de ces corpuscules ont l'apparence de fibres nerveuses, tandis que les descendantes ressemblent plutôt à des prolongements protoplasmiques, autant que la disposition irrégulière de ces dernières expansions, qui ne rappelle en rien celle des pieds des bipolaires grosses ou minces, imprime à ces éléments un cachet particulier, capable de les distinguer parfaitement de toutes les autres cellules nerveuses de la rétine.

Couche des cellules amacrines, ou spongioblastes de Müller.

On trouve chez les téléostéens les types de spongioblastes que nous avons décrits chez les batraciens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Ces cellules se rangent, ainsi que l'a reconnu DOGIEL chez les ganoïdes, en deux classes : 1° les cellules nerveuses proprement dites; 2° les cellules amacrines, ou cellules dépourvues d'expansion allongée (spongioblastes proprement dits).

Cellules nerveuses. D'après DOGIEL, ces cellules constitueraient des corpuscules mitraux, portant des expansions protoplasmiques horizontales, et donnant naissance à un prolongement nerveux qui, en descendant à travers la couche plexiforme interne, deviendrait une fibre du nerf optique. Mais, malgré nos efforts, nous n'avons pas eu la bonne fortune de colorer ces cellules, ni chez les *cyprinides*, ni chez les *percides*. Dans nos premières imprégnations, nous avions cru les observer, quoique incomplétement imprégnées; mais une étude plus approfondie nous oblige maintenant à nous montrer un peu plus réservé à cet égard, attendu que les cellules mitrales que nous avions aperçues peuvent aussi être considérées comme des corpuscules amacrines diffus.

Cellules amacrines. Elles constituent, ainsi que l'a démontré DOGIEL, une variété spéciale de corpuscules nerveux manquant de cylindre-axe, et dont les prolongements ne peuvent être regardés, ni comme des expansions fonctionnelles, ni comme des appendices protoplasmiques.

On pouvait rapprocher les cellules amacrines des grains du bulbe olfactif, dans lesquels les deux espèces d'expansions caractérisant les corpuscules nerveux ordinaires ne sont pas non plus différentiées. Elles ressemblent aussi aux névroblastes de HIS, c'est-à-dire à des cellules nerveuses primordiales, qui, à la façon des éléments ganglionnaires des invertébrés, ont conservé leur état embryonnaire.

Il serait possible de classer les cellules amacrines suivant leur forme et le nombre de leurs expansions; mais il nous semble plus rationnel de les distinguer d'après la disposition terminale et la situation de l'arborisation inférieure dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne. Nous arrivons ainsi à en former deux groupes : les *cellules amacrines stratifiées* et les *cellules amacrines diffuses*. Les premières étalent leur arborisation aplatie dans certains étages ou plexus horizontaux de la couche plexiforme interne, tandis que celles du second groupe étendent leurs branches terminales dans toute ou presque toute l'épaisseur de la zone mentionnée.

Cellules amacrines diffuses. Ces éléments comportent deux variétés. Certaines cellules piriformes, de petite taille, munies d'une tige descendante divisée bientôt en de nombreux filaments verticaux, très variqueux et flexueux qui atteignent à peu près la zone des cellules ganglionnaires, FIG. 5, *M*, *L*, PL. I, et se terminent librement au moyen d'un renflement.

Quelquefois ces filaments descendants présentent, au niveau de certains étages, du troisième surtout, des varicosités fort volumineuses et d'aspect grossier. Dans la cellule représentée en *N*, FIG. 5, le panache descendant marchait obliquement et la plupart de ses filaments tendaient à s'accumuler dans les quatrième et cinquième étages de la zone plexiforme interne. En second lieu, des cellules ordinairement multipolaires, dont les prolongements très fins et peu ramifiés marchent obliquement à travers la zone plexiforme et se terminent dans des plans divers de celle-ci, mais tout spécialement dans le cinquième étage, au-dessus des cellules ganglionnaires, FIG. 2, *B*, PL. I.

Cellules amacrines stratifiées. Avant de commencer la description de ces éléments, il faut donner quelques détails sur la construction de la couche plexiforme interne. Tous les auteurs ont mentionné l'existence de certaines lignes granuleuses et concentriques placées, à des distances variables, dans l'épaisseur de la zone plexiforme; mais la signification de ces bandes a échappé pendant longtemps à la sagacité des savants. Cependant, RANVIER (1) avait déjà émis l'opinion que ces lignes granuleuses représentent la coupe optique des divers plexus concentriques que forment, dans la zone réticulaire interne, les expansions des spongioblastes et celles des corpuscules ganglionnaires. Mais c'est à DOGIEL que revient le mérite d'avoir démontré ce fait d'une façon complète, à l'aide de la méthode d'EHRLICH, dans les quatre dernières classes de vertébrés : poissons, batraciens, reptiles et oiseaux. Cette disposition fut ensuite constatée également par nous chez les oiseaux (2), et elle a été mentionnée tout dernièrement chez les mammifères par BAQUIS (3) et par DOGIEL lui-même (4).

Mais, bien que tous les auteurs, qui se sont récemment occupés de cette question, admettent l'existence des plexus horizontaux, ils ne sont pas tout à fait d'accord sur le nombre de ceux-ci. Ainsi, DOGIEL, dans son travail sur la rétine des oiseaux, en dessine trois, placés : le premier, dans la limite externe de la zone plexiforme interne, le second, dans le tiers supérieur, et le troisième, près de la frontière inférieure de celle-ci. Dans notre premier travail sur la rétine (oiseaux), nous en avions représenté quatre sous le nom d'*étages d'arborisations*; mais, tout dernièrement, après quelques

(1) Loc. cit., p. 978.

(2) CAJAL : Anat. Anzeiger, nº 4, 1889.

(3) E. BAQUIS : *Sulla retina della faina*; Anat. Anz., nºs 13 et 14, 1890.

(4) DOGIEL : Arch. f. mik. Anat., Bd XXXVIII, 1891.

hésitations, nous en avons admis cinq, dont trois siègent dans l'épaisseur de la couche plexiforme, et deux (supérieur et inférieur) aux limites de celle-ci. Il pourrait se faire qu'il existe un plus grand nombre de plexus, surtout dans la rétine des reptiles et des oiseaux, où la zone plexiforme interne possède une grande épaisseur et un développement très notable. Le nombre de plexus semble être en rapport avec l'abondance et la petitesse des cellules bipolaires. La démonstration des cinq plans ou étages d'arborisation est très difficile à faire chez les téléostéens et chez les mammifères, attendu qu'ils sont très rapprochés, et que, peut-être, le troisième est plus ou moins atrophié dans les portions périphériques de la rétine.

Chaque plexus horizontal de la coupe plexiforme semble formé de deux plans plus ou moins épais d'arborisation : l'un, le supérieur, est le point où concourent les expansions ramifiées des spongioblastes stratifiés; l'autre, l'inférieur, se compose de la réunion des arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires stratifiées. Selon nous, il est très vraisemblable que les pieds irréguliers des cellules bipolaires sont placés entre les deux plans de fibres terminales, sauf ceux qui, ainsi que nous l'avons dit plus haut, sont en connexion avec la face supérieure des corpuscules ganglionnaires. Les faces limitantes de tous ces étages concentriques sont intimement reliées entre elles, soit au moyen des fibres de Müller, soit par de nombreuses fibres irrégulières et divergentes qui proviennent des cellules amacrines et des corpuscules ganglionnaires non stratifiés.

En tenant compte du niveau de la couche plexiforme interne où vont se terminer les ramifications des différentes cellules amacrines, on peut classer ces dernières en amacrines stratifiées du 1^{r}, 2e, 3e, 4e et 5e étage.

Cellules du premier étage. Nous en avons trouvé deux types principaux. 1° Des cellules hémisphériques ou semi-lunaires, volumineuses, dont le contour émet quelques branches épaisses et divergentes, se ramifiant et se terminant exclusivement dans la partie externe du premier étage, FIG. 5, *A*, *B*. 2° Des cellules cuboïdes ou semi-lunaires, ayant des prolongements très abondants et délicats, qui émanent de la périphérie protoplasmique et s'étendent, sans se diviser, sur un long trajet, FIG. 2, *A*.

Cellules amacrines du deuxième étage. On y aperçoit aussi deux variétés : 1° des cellules piriformes, pourvues d'une tige descendante qui, une fois arrivée au deuxième étage, s'y divise en une arborisation variqueuse

et flexueuse, FIG. 5, *j*; 2° des cellules plus volumineuses, polygonales ou piriformes, possédant, comme les précédentes, un bras descendant qui, abordant le deuxième étage, s'y résout en une radiation aplatie, à longs filaments très fins et presque rectilignes, FIG. 5, *C*. Ces filaments rappellent, à cause de leur finesse et de la netteté de leurs contours, les cylindre-axes fins du cervelet (fibrilles parallèles des grains). Du reste, ces singuliers éléments, à panache étoilé ou rayonnant, se trouvent chez tous les vertébrés.

Cellules amacrines du troisième étage. On en peut reconnaître deux variétés principales : les unes *volumineuses*, les autres *petites*.

Les *cellules volumineuses*, FIG. 5, *D*, sont piriformes. Elles portent une grosse tige descendante, qui se décompose en une arborisation aplatie et à branches rayonnantes, épaisses, grossières et peu nombreuses. Les *cellules petites*, FIG. 5, *E*, également piriformes, à tige inférieure relativement grêle, constituent, au niveau du 3e étage, une radiation élégante, entièrement identique à celle décrite plus haut (2e variété du 2e étage), c'est-à-dire qu'elle se compose de très fins et longs filaments, conservant leur indépendance jusqu'à leur terminaison libre.

Cellules amacrines du quatrième étage. On y trouve également deux types : 1° l'*élément géant* à branches volumineuses, FIG. 5, *H*; 2° l'*élément petit* à tige grêle qui se résout en une arborisation à filaments droits, variqueux et rayonnants, FIG. 5, *O*. Parfois ce dernier type paraît, quant à sa taille, aussi volumineux que le premier, FIG. 5, *F*.

Cellules amacrines du cinquième étage. Nous y avons reconnu trois types cellulaires, dont deux correspondent exactement à ceux décrits dans les autres étages. C'est-à-dire, qu'il y a un *type géant* à arborisation terminale épaisse, mais pauvre en branches, FIG. 5, *I*, et un *autre moins volumineux*, pourvu d'une radiation terminale très riche, à ramilles longues, fines et garnies d'épines, FIG. 5, *G*. La troisième espèce, ordinairement multipolaire, FIG. 2, *B*, émet un bon nombre de branches qui, descendant obliquement, aboutissent en majeure partie au cinquième étage, s'y ramifient et s'y terminent librement. Il n'est pas rare que ces éléments fournissent quelques branches à d'autres étages.

Cellules amacrines bistratifiées. On trouve quelquefois imprégnées certaines cellules à taille géante ou, du moins, assez considérable, en forme

de poire ou de demi-lune, qui, outre leur arborisation terminale aplatie destinée à l'un des 3e, 4e ou 5e étages, fournissent aussi des branches au premier étage, FIG. 2, *C*. Ces expansions semblent souvent embrasser une épaisseur supérieure à l'intervalle de deux étages rétiniens; ce qui donne aux éléments multistratifiés des caractères assez semblables à ceux des éléments à panache diffus.

Couche plexiforme interne.

Cette couche se compose essentiellement, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, du mélange et de l'entrelacement de quatre sortes d'expansions : 1° les arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires; 2° les panaches inférieurs des cellules bipolaires; 3° les ramifications terminales des corpuscules amacrines; 4° les appendices collatéraux des fibres de MÜLLER.

Cellules de la couche plexiforme interne. Lorsqu'on examine des coupes minces de la rétine des téléostéens, après coloration par le carmin ou l'hématoxyline, on remarque, çà et là, la présence de certains noyaux ovoïdes ou elliptiques, entourés d'un corps protoplasmique triangulaire ou fusiforme. Ces éléments ont été vus par plusieurs auteurs chez les vertébrés supérieurs, notamment par NAGEL (1), H. MÜLLER (2), RITER (3), GOLGI et MANFREDI (4), BORYSIEKIEWICZ (5), etc. Mais l'avis de ces savants sur la nature de ces éléments est loin d'être unanime. Car, tandis que certains d'entre eux les considèrent comme des corpuscules de névroglie, d'autres préfèrent les considérer comme des cellules ganglionnaires.

Heureusement, les préparations imprégnées au chromate d'argent montrent quelquefois ces corpuscules colorés; leurs propriétés sont, comme on peut le remarquer dans la FIG. 2, *D*, très analogues à celles des spongioblastes. Le corps cellulaire offre une figure triangulaire ou fusiforme, et siège au niveau d'un des étages de la zone réticulaire ou plexiforme interne. Des angles ou des pôles protoplasmiques émanent deux, trois ou un plus grand nombre de grosses expansions, qui se ramifient à plusieurs

(1) NAGEL : *Graefe's Archiv*, Bd. VI.

(2) H. MÜLLER : Zeitschrift f. wissenschaftliche Zool., Bd. VIII. 1857.

(3) RITER : *Die Structur der Retina, etc* ; Leipzig, 1864.

(4) GOLGI et MANFREDI : Cités par SCHWALBE dans le *Handbuch von Graefe und Sämisch*, Bd. I.

(5) Loc. cit.

reprises et s'étalent, de préférence, dans le 3e et le 5e étage. Dans la cellule *D*, on remarquait que les dernières ramilles devenaient de plus en plus fines et délicates, ressemblant à des fibrilles nerveuses, et qu'elles ne sortaient pas de la zone plexiforme, où elles se terminaient librement.

Couche des cellules ganglionnaires.

Les corpuscules de cette couche semblent appartenir d'une façon exclusive aux éléments à *cylindre-axe long cellules motrices* de Golgi). Le cylindre-axe, ainsi que l'ont signalé plusieurs auteurs, descend toujours jusqu'à la couche des fibres du nerf optique, pour se continuer avec une de ces fibres. Il n'est pas possible de reconnaître, pendant le long trajet de ces cylindre-axes dans la couche des fibres optiques, l'existence ni des collatérales, ni des arborisations libres ascendantes. C'est ce que révèlent très nettement les préparations de la rétine, colorées par le bleu de méthylène et examinées à plat par la face interne.

Les prolongements protoplasmiques sont en majeure partie ascendants, et aboutissent aux divers étages de la zone plexiforme; là ils se terminent librement, en s'entrelaçant avec les expansions descendantes des spongioblastes.

A l'égard de la forme et de la position des arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires, il y a des différences qui peuvent servir à classer ces éléments en trois groupes. 1 *Cellules monostratifiées* : celles dont l'arborisation terminale s'étale sur un seul étage; 2° *cellules polystratifiées* : celles qui envoient des prolongements protoplasmiques à divers étages; 3° *cellules non stratifiées ou diffuses* : celles dont la ramification ascendante manque de plexus stratifiés.

Cellules ganglionnaires monostratifiées. En raison du numéro d'ordre de l'étage où elles étalent leur panache protoplasmique, on peut les distinguer en cellules ganglionnaires monostratifiées du premier étage, du deuxième étage, et ainsi de suite.

Cellules du premier étage, FIG. 6, *M*, *G*. Nous y avons trouvé deux variétés cellulaires : 1° des corpuscules géants, semi-lunaires, émettant par leur face supérieure deux ou trois expansions épaisses, ascendantes et se ramifiant dans le premier étage, *M*; 2° des cellules, à taille moyenne, multipolaires, dont les prolongements ascendants, assez grêles, constituent au premier étage un plexus variqueux et très riche, *G*.

Cellules du deuxième étage. Celles que nous avons observées sont représentées dans la FIG. 6, *I*, *L*. Ce sont des éléments de petite taille, pourvus d'une ou de quelques branches ascendantes, lesquelles se ramifient successivement pour aboutir au deuxième étage, où elles constituent un plexus horizontal assez lâche. Les dernières ramilles présentent souvent des appendices ou de courtes épines collatérales. Du reste, ces éléments n'ont pas tous la même taille ; on pourrait y distinguer deux variétés : l'une petite, *I*, FIG. 6, et l'autre moyenne, *L*, FIG. 6. Peut-être, existe-t-il encore une variété géante, à arborisation finale épaisse, telle que nous l'avons trouvée chez les oiseaux, les reptiles et les mammifères.

Cellules du troisième étage. Elles ont une forme en poire, et portent une seule expansion ascendante, qui se rend au troisième étage et s'y décompose en un plexus de branches fines, variqueuses, souvent garnies d'épines ou d'excroissances collatérales, FIG. 6, *J*, *H*. Nous n'y avons pas encore observé de variété géante.

Cellules du quatrième étage, FIG. 6, *C*, *F*. Ces éléments sont très abondants. On y distingue deux types : le type de petite taille, à cellules piriformes, dont la tige ascendante se résout en une arborisation variqueuse, très fine, serrée et à courte étendue, *C*; le type de taille moyenne, à corps multipolaire, souvent de forme semi-lunaire, dont les 2 ou 3 bras ascendants constituent, au niveau du quatrième étage, un plexus horizontal, à ramilles grêles et noueuses, *F*.

Cellules du cinquième étage. Ce sont des éléments fusiformes ou étoilés qui apparaissent d'ordinaire allongés dans le sens de la couche ganglionnaire; leurs branches, assez grosses et au nombre de 2, 3 ou 4, marchent presque horizontalement, se ramifiant dans la partie la plus inférieure du cinquième étage, FIG. 6, *B*.

Cellules ganglionnaires polystratifiées. Il nous a paru que ces corpuscules constituent la variété la moins abondante de la rétine. A en juger par nos préparations, les types les plus communs seraient les suivants. 1° Des cellules multipolaires à dimension moyenne, dont les prolongements ascendants donnent origine à deux plexus horizontaux, lâches et variqueux : l'un situé au niveau du deuxième étage; l'autre placé dans le quatrième, FIG. 6, *E*. 2° Des cellules petites, multipolaires, qui fournissent des arborisations protoplasmiques grêles au quatrième et au cinquième étage, FIG. 6, *D*.

Cellules ganglionnaires diffuses. Il n'est pas rare de trouver quelques éléments multipolaires, dont les prolongements protoplasmiques fournissent des ramilles terminales dans presque toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, sans présenter la disposition stratifiée des autres cellules ganglionnaires, FIG. 6, *A*.

On peut ranger aussi parmi ces éléments certains corpuscules ovoïdes ou fusiformes, à direction oblique, à taille assez remarquable, que nous avons représentés dans la FIG. 2, *E*. Leurs branches protoplasmiques semblent embrasser la totalité, ou du moins une grande partie de l'épaisseur de la zone plexiforme interne. Néanmoins, nos observations sur ces corpuscules ne sont pas encore suffisantes, car nous n'avons pu en imprégner qu'un nombre très restreint.

Couche des fibres optiques.

Ces fibres ont, comme on le sait, un cours rayonnant et un aspect variqueux. Chez les téléostéens, elles s'associent en gros faisceaux presque rectilignes. Sur les préparations au bleu de méthylène, il est très facile d'observer que chaque faisceau se compose d'un ou de deux cylindre-axes épais et d'un grand nombre de fibrilles fines, séparées par une matière transparente. Les cellules de MÜLLER passent entre ces faisceaux, en respectant toujours leur individualité.

La plupart des fibres nerveuses se continuent avec les expansions fonctionnelles des cellules ganglionnaires. Cependant certaines d'entre elles nous ont semblé parvenir, après avoir subi une inflexion à angle droit ou obtus, dans la région supérieure de la couche plexiforme interne, où elles se termineraient, peut-être, par des arborisations libres, voisines des cellules amacrines. Néanmoins, nous n'avons pas réussi à constater *de visu* ce mode de terminaison, si facile à mettre en évidence chez les oiseaux.

Cellules de Müller ou de soutènement.

Ainsi qu'on peut le voir dans la FIG. 2, PL. VI, ces cellules sont très semblables à celles des batraciens et des mammifères. Elles s'en distinguent seulement par la grosseur et la plus grande étendue des lamelles émises au niveau des grains internes, ainsi que par le volume parfois considérable du noyau. Pendant son trajet, au niveau correspondant à la zone des cellules amacrines, la fibre de MÜLLER émet le plus souvent des appendices protoplasmiques descendants, qui se ramifient et se terminent dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne. Par contre, ces prolongements font défaut au niveau de la couche plexiforme externe.

II.

Rétine des batraciens.

PLANCHE II.

Nos observations ont porté de préférence sur la grenouille : *Rana temporaria*, et sur le crapaud : *Bufo vulgaris*. Nous n'avons pas aussi bien réussi chez le *Triton cristatus* et le *Pleurodeles Waltli*; aussi, nos descriptions et nos figures se rapportent-elles exclusivement à la grenouille.

Couche des cellules visuelles.

Cette zone s'imprègne très rarement par le chromate d'argent, et, quand on arrive à colorer quelques cellules visuelles, les corpuscules pigmentaires empêchent de les distinguer. Pour écarter cette difficulté, il faut, avant de détacher l'œil, soumettre la grenouille durant une heure à l'action de l'obscurité, ainsi que BOLL (1), ANGELUCCI (2), EWALD et KÜHNE (3) l'ont conseillé pour faire la démonstration du déplacement du pigment rétinien sous l'influence lumineuse. On enlève la rétine à la lumière jaune ou rouge et, après l'avoir enroulée — voyez le procédé d'enroulement dans la partie technique, — on la plonge, durant 24 heures, dans le mélange osmio-bichromique.

Dans ces conditions, le pigment est retiré vers la choroïde, et les cônes et les bâtonnets, dont quelques-uns se colorent presque entièrement, se distinguent sans obstacle.

Cônes. Ils offrent la forme bien connue, décrite par les auteurs. L'article interne est épais et cylindrique, tandis que l'externe est très court et remarquablement mince. Ils se terminent en pointe un peu arrondie.

Bâtonnets rouges ou ordinaires. D'ordinaire, on imprègne exclusivement le segment interne, FIG. 5, *a*, qui apparaît parfaitement cylindrique. Très souvent, dans le commencement du segment externe, on observe certaines stries noires, longitudinales, correspondant aux sillons superficiels

---

(1) BOLL : Cité par ANGELUCCI. Voyez ci-dessous le mémoire de cet auteur.

(2) ANGELUCCI : *Ricerche istologiche sull epitelio retinico dei vertebrati*; Atti della R. Accadem. dei Lincei, 1877.

(3) EWALD et KÜHNE : *Untersuchungen über den Sehpurpur*; Untersuchung. des physiolog Instituts der Universität Heidelberg, B. I, p. 421.

décrits par les auteurs. Au lieu de ces raies, on aperçoit, dans certains bâtonnets, de très fines stries transversales, obscures, séparées par des bandes incolores; ce qui confirme la texture lamellaire des segments externes, déjà indiquée par M. SCHULTZE, FIG. 5, *b*.

Bâtonnets verts. Outre les bâtonnets ordinaires, on arrive quelquefois à colorer les bâtonnets verts ou *en massue*, découverts par SCHWALBE (1) et bien décrits par HOFFMANN (2) et W. KRAUSE (3). Dans nos préparations on en trouve deux variétés. 1° Des bâtonnets dont le segment interne est mince et très long (bâtonnets proprement dits en massue), se continuant, dans la couche des corps des cellules visuelles, avec une fibre qui possède un noyau placé dans la région intermédiaire de cette couche, FIG. 5, *d*. 2° Des bâtonnets dont le segment interne est plus robuste, se rétrécissant notablement à la rencontre du segment externe et possédant un noyau placé, comme celui des bâtonnets ordinaires, en contact avec la membrane limitante externe, FIG. 5, *e*.

Couche des corps des cellules visuelles.

On distingue sur cette zone trois espèces d'éléments : les grains des bâtonnets, les grains des cônes, et les bipolaires déplacées (*cellules basales* de RANVIER, *Ersatzzellen* de KRAUSE, etc.).

Grains et fibres des bâtonnets. Il y a lieu de distinguer le grain des bâtonnets ordinaires de celui des bâtonnets en massue.

Les grains des premiers offrent une figure ovoïde, et siègent, comme on le sait, immédiatement au-dessous de la membrane limitante. Leur fibre descendante est très fine, parfois un peu ondulée, et elle se termine dans la région externe de la couche plexiforme externe au moyen d'un épaississement conoïde, FIG. 2, *b* et 5, *f*. De la base aplatie et tournée en bas de ce renflement, partent quelques expansions courtes, divergentes, se terminant librement à la face externe de la zone plexiforme sous-jacente.

Les grains des bâtonnets en massue sont placés, ainsi que nous venons de le dire, tantôt en dessous de la limitante (bâtonnets à pédicule épais et

(1) G. SCHWALBE : *Mikroskop. Anat. der Sehnerven der Netzhaut und des Glaskorpers*; Handbuch der gesammten Augenheilkunde, 1874.

(2) C. K. HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; Niederländisches Arch. f. Zool., Bd. III, Heft 1, 1874.

(3) W. KRAUSE : *Die Retina der Amphibien*; Intern. Monatschrift f. Anat. u. Physiol., Heft 5, Bd. IX, 1892.

conique), tantôt dans la région intermédiaire de la zone des grains (bâtonnets en massue de SCHWALBE). En ce qui concerne les fibres descendantes, celles des premiers finissent de même que les fibres des bâtonnets ordinaires, FIG. 5, *h*; mais celles des seconds en diffèrent par la circonstance très remarquable qu'elles ont un cours oblique et qu'elles se terminent au moyen d'un renflement conique, à direction presque horizontale, FIG. 5, *g*, et FIG. 2, *c*, *d*. De la base, ainsi que des côtés de ce renflement, partent des filaments terminaux. Dans certains cas, un véritable pied conoïde fait défaut, et il est à noter que la fibre descendante, après s'être recourbée, devient de plus en plus mince, s'épuisant par des ramifications multiples, FIG. 2, c_2.

La plupart des bâtonnets en massue que l'on trouve dans les préparations bien imprégnées se continuent en bas avec un grain oblique; mais nous ne saurions affirmer encore que tous les éléments visuels de cette espèce se comportent de même. Ces doutes tiennent à la rareté des colorations complètes des cellules visuelles; car il arrive bien souvent que, lorsque les bâtonnets s'imprègnent très bien, leurs grains restent incolores, et *vice versa*.

Grains et fibres des cônes. On peut, au moyen du chromate d'argent, contrôler la description donnée par les auteurs de la fibre et du grain des cônes, FIG. 2, *a* et FIG. 5, *i*. Cette fibre apparait notablement renflée dans le voisinage de la couche plexiforme externe, où elle finit par une base aplatie, garnie de fibrilles horizontales. Le noyau, ovale et assez volumineux, siège dans la partie moyenne du trajet de la fibre.

D'ordinaire, la petitesse de l'espace où viennent aboutir les pieds des cellules visuelles, ainsi que l'entrelacement fort compliqué des expansions basilaires, empêche une appréciation correcte des plans où ces dernières s'épanouissent. Néanmoins, dans les circonstances favorables, on constate que chaque variété de cellules visuelles : cônes, bâtonnets ordinaires et bâtonnets en massue, étale ses expansions basilaires sur une zone différente de la couche plexiforme externe. Après des observations très soigneuses, nous avons été conduit à distinguer trois plexus visuels superposés : l'*externe*, le *moyen* et l'*interne*.

L'*externe* siège dans la partie la plus périphérique de la zone plexiforme; il se compose de fibrilles se dégageant des pieds des bâtonnets ordinaires et des panaches plus élevés de certaines cellules bipolaires. Le *moyen* est constitué par l'entrelacement des fibrilles basilaires des cônes avec celles des panaches supérieurs de quelques bipolaires. Enfin le plexus

profond ou *interne* se forme également par les expansions ascendantes des bipolaires et par les filaments basilaires des bâtonnets en massue, c'est-à-dire des grains obliques.

Cônes et bâtonnets jumeaux. Nous n'avons pas encore réussi à imprégner correctement les cônes jumeaux. Il semble que le corps du cône signalé en *a*, FIG. 3, PL. II, dont l'épaisseur était très remarquable, appartenait à cette variété de cellules visuelles.

Par contre, les bâtonnets jumeaux s'imprègnent fort nettement, FIG. 3, *d*. Leurs segments externes, ainsi que leurs grains, sont en contact intime; mais leurs fibres descendantes marchent écartées, et se terminent dans la zone plexiforme par des renflements conoïdes un peu distants. Il est à noter que l'un des renflements descend plus que son compagnon, en étalant ses filaments basilaires sur un plan différent de la zone plexiforme externe. C'est une disposition qui se montre aussi très fréquemment chez les reptiles et les oiseaux (cônes jumeaux).

Bipolaires déplacées (*Ersatzzellen* de W. KRAUSE, *cellules basales* de RANVIER, *cellules concentriques externes* de SCHIEFFERDECKER, *cellules subépithéliales* de DOGIEL). Ces cellules ont été vues chez plusieurs espèces de vertébrés par W. KRAUSE, DOGIEL, RANVIER, SCHIEFFERDECKER, etc., mais DOGIEL est le seul auteur qui ait réussi à dévoiler leurs propriétés morphologiques. Ce savant les étudia d'abord chez les ganoïdes (1) et, tout récemment, chez l'homme (2); il établit le premier que ce sont des cellules bipolaires véritables, mais siégeant en dehors de leur place ordinaire (grains internes).

Chez la grenouille, ces éléments sont peu abondants et très petits, ainsi que l'a fait remarquer SCHIEFFERDECKER. Leur corps ovoïde ou piriforme siège immédiatement en dehors de la couche réticulaire externe, et il possède deux prolongements : l'un ascendant, l'autre descendant. Le *filament ascendant* est une véritable massue de LANDOLT, se terminant librement au moyen d'une varicosité au niveau de la membrane limitante externe. Parfois, ce prolongement fait défaut, ou n'est pas imprégné par le chromate d'argent. Le *filament descendant* est plus gros et il fournit, très près de son

(1) DOGIEL : *Ueber das Verhalten der nervosen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vogel und Saugethiere*; Anat. Anz., n° 4 et 5, 1888.

(2) DOGIEL : *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.

origine, quelques branches ramifiées, destinées à la zone plexiforme externe, FIG. 1, *b*, FIG. 2, *f*. Ensuite, il descend verticalement à travers les couches sous-jacentes et se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne au moyen d'une arborisation horizontale très variqueuse et tout à fait libre. Quelquefois, ce prolongement émet certaines branches collatérales, courtes et granuleuses, se rendant aux étages superposés de la zone mentionnée.

Couche plexiforme externe.

Cette couche se compose, comme nous l'avons indiqué plus haut, de trois plexus superposés formés par les filaments basilaires et les panaches des éléments bipolaires, auxquels il faut ajouter également les expansions protoplasmiques et nerveuses des cellules horizontales.

Couche des cellules horizontales.

Nous n'avons trouvé chez la grenouille que deux espèces de cellules horizontales. Les unes offrent de longues expansions et siègent dans la partie la plus externe de cette couche : ce sont *les cellules horizontales externes* ; les autres, plus épaisses et munies d'expansions plus courtes, sont placées plus profondément : ce sont *les cellules horizontales internes*.

Cellules horizontales externes. FIG. 1, *e* et FIG. 3, *e*. Ce sont les plus petits éléments horizontaux, et ceux qui siègent dans le plan le plus superficiel. Leur corps est triangulaire ou semi-lunaire; il se prolonge en des expansions protoplasmiques minces, ramifiées et très longues. Parmi ces expansions, il y en a une fort délicate, d'une grande longueur et caractérisée surtout parce qu'elle émet, de distance en distance, de fins et courts appendices ascendants, finissant entre les pieds des cellules visuelles au moyen d'un petit renflement, FIG. 3, *f*. Il s'agit là, indubitablement, d'un véritable cylindre-axe à cours horizontal, dont la terminaison libre est très difficile à saisir, à cause de la grande étendue du trajet parcouru. Nous sommes cependant arrivé, dans deux circonstances heureuses, à reconnaître la terminaison de ces fibres ; elle a lieu par deux ou trois ramilles terminales, ascendantes et variqueuses.

Cellules horizontales internes. D'une taille plus remarquable, elles se distinguent aussi des cellules précédentes par la brièveté de la plupart de leurs expansions protoplasmiques, FIG. 3, *g*. Ces prolongements sont très

nombreux et ascendants ; ils se terminent, après avoir atteint la partie supérieure de la zone plexiforme externe, au moyen d'une petite arborisation variqueuse, engagée entre les pieds des cellules visuelles.

Sur le côté des corps cellulaires, part une expansion ayant les propriétés des cylindre-axes, FIG. 3, *g*. Nous ignorons où elle finit, bien que, dans certains cas, nous l'ayons suivie sur une étendue assez notable de la zone plexiforme.

DOGIEL (1), qui a étudié à l'aide du bleu de méthylène la rétine de la grenouille, signale l'existence d'une seule espèce de corpuscules horizontaux, les *sternförmige Zellen*. Mais, d'après sa description et ses dessins, nous ne saurions dire à laquelle des deux classes d'éléments que nous admettons correspondent les figures de ce savant. Du reste, il est certain que DOGIEL n'a pas vu le cylindre-axe horizontal des cellules que nous venons de décrire, ni les ramuscules terminaux ascendants des prolongements protoplasmiques de l'espèce la plus volumineuse. En revanche, il mentionne l'existence de prolongements descendants et des anastomoses protoplasmiques dans l'épaisseur de la zone plexiforme externe, dispositions que nous n'avons jamais pu reconnaître. Peut-être, DOGIEL a-t-il pris pour des cellules horizontales — ses cellules étoilées — certains corpuscules bipolaires géants.

Du reste, les deux espèces cellulaires que nous avons indiquées se trouvent déjà mentionnées, avec d'autres désignations, par les auteurs. Ainsi, nos cellules horizontales externes correspondent assurément à celles qui forment par leurs anastomoses la *membrana fenestrata* de W. KRAUSE ; à celles que RANVIER signala chez le pélobate brun, sous le nom de *cellules basales interstitielles* ; enfin, à celles que SCHIEFFERDECKER appelle *cellules concentriques médianes*. Nos cellules horizontales internes sont : les éléments formant la *membrana perforata* de KRAUSE, les *cellules basales internes* de RANVIER, et les *cellules concentriques internes* de SCHIEFFERDECKER. Mais, ces savants ayant travaillé avec des méthodes défectueuses, nous ne saurions accepter leurs opinions concernant les connexions et la signification des cellules horizontales. En nous appuyant sur de nombreuses observations s'étendant aux cinq classes de vertébrés, nous croyons que ces éléments sont de nature nerveuse, et qu'ils peuvent être considérés comme des cellules ganglionnaires à cylindre-axe très court, puisque leur prolongement fonctionnel naît et finit dans l'épaisseur même de la rétine.

(1) Loc. cit., p. 342.

Couche des cellules bipolaires.

Ces éléments ont été bien décrits par DOGIEL, qui en a fait une seule espèce de corpuscules rétiniens. Mais il est évident, ainsi qu'on peut le voir dans nos FIG. 1, 2 et 3, PL. II, qu'il existe deux variétés de bipolaires, différant soit par la situation et le volume de leurs corps, soit par l'étendue de leurs arborisations supérieures. Ces espèces sont : 1° les bipolaires grosses ou externes; 2° les bipolaires minces ou internes.

Cellules bipolaires grosses ou externes. Nous les avions remarquées déjà chez les oiseaux; elles y sont disposées à peu près de la même manière que chez la grenouille. Leur corps a la forme d'une mitre ou d'un ovoïde, et il est placé immédiatement en dessous de la couche plexiforme, à peu près à la même hauteur que les cellules horizontales internes, FIG. 3, *j* et FIG. 2, *h*. Du côté supérieur du corps, partent des expansions horizontales, ramifiées à plusieurs reprises et se terminant librement dans le sein de la zone plexiforme. Du côté inférieur, nait une tige descendante qui, traversant les couches sous-jacentes, se résout, au niveau de l'un des étages de la zone mentionnée, en une arborisation aplatie, fort variqueuse, parfois d'assez grande dimension. Il n'est pas rare que cette tige émette sur son passage par les étages superposés quelques arborisations collatérales aplaties.

On peut reconnaître quelques variétés dans ces cellules en se basant sur l'extension et la forme des arborisations supérieure et inférieure. Ainsi, dans certains éléments, le panache supérieur est très ample et aplati, FIG. 3, *j*, PL. II; tandis que, dans quelques autres, ce panache est fort réduit; en outre, plusieurs de ses ramilles prennent un cours ascendant et pénètrent jusqu'à la couche des pieds des bâtonnets communs.

Les premiers panaches se mettraient-ils en rapport avec les cônes, les seconds exclusivement avec les bâtonnets ordinaires? Cela paraît vraisemblable, mais nous ne sommes pas en mesure de nous prononcer catégoriquement sur ce point.

Les cellules bipolaires grosses ou externes semblent manquer de massue de LANDOLT; du moins nous n'avons jamais eu la fortune de la colorer.

Cellules bipolaires petites ou internes. Ces éléments sont arrangés en plusieurs couches; ils constituent la plus grande partie de la zone dite des grains internes. Leur corps est presque un tiers plus réduit que celui des bipolaires externes; il est fusiforme ou elliptique. Le noyau occupe

presque tout le corps cellulaire, comme le prouve la couleur café-clair que le chromate d'argent lui imprime, par suite de la ténuité de la couche protoplasmique où l'argent s'est fixé. Des pôles du corps partent deux prolongements : l'un ascendant, l'autre descendant.

Le *prolongement ascendant* est épais, parfois variqueux et flexueux pour s'adapter aux éléments superposés. Une fois qu'il a atteint la zone plexiforme externe, il se décompose en un panache horizontal, à ramilles minces, relativement courtes et terminées soit en pointe obtuse, soit au moyen d'un renflement, FIG. 1, *f*. Quelques-uns de ces filaments, après un court trajet horizontal, prennent une direction ascendante.

DOGIEL, d'accord en cela avec TARTUFERI, affirme que les fibrilles du panache supérieur des cellules bipolaires s'anastomosent entre elles, en donnant lieu à un réseau continu placé au-dessous des pieds des cellules visuelles, *réseau nerveux subépithélial* de DOGIEL. Mais ici, comme sur les autres organes du système nerveux, nous n'avons jamais réussi à mettre en évidence une continuation substantielle entre les expansions provenant de cellules différentes, bien que, dans nos dernières recherches, nous nous soyons servi de préférence de la méthode d'EHRLICH. D'ailleurs, il ne faut pas trop se fier aux apparences réticulaires fournies par le bleu de méthylène. Même dans les préparations colorées très intensément par ce réactif, il est impossible de bien saisir la terminaison des ramilles délicates du panache supérieur des bipolaires. Or, dans ces circonstances, rien n'est plus facile que de confondre la superposition de deux fibrilles pâles avec une véritable anastomose. C'est pourquoi, dans les points difficiles de la structure rétinienne, nous contrôlons toujours par la méthode de GOLGI les résultats obtenus par la méthode d'EHRLICH ; lorsque celle-ci se montre insuffisante, nous lui préférons naturellement les images si nettes du procédé au chromate d'argent, dont la propriété la plus précieuse est de colorer les expansions cellulaires les plus délicates avec une intensité surpassant tout ce que nous connaissons à cet égard.

De la partie centrale du panache ascendant, ou de l'une de ses grosses branches, émerge la massue de LANDOLT (1), fibre ascendante que ce savant découvrit chez le triton et la salamandre, et dont la continuité avec les cellules bipolaires a été établie par différents auteurs, notamment

(1) LANDOLT : *Beitrage zur Anatomie von Frosch, Salamander und Triton*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.

par HOFFMANN(1) et par RANVIER(2). Tout récemment, la massue de LANDOLT a été bien étudiée chez la grenouille par DOGIEL, qui s'est servi du bleu de méthylène. Nous pouvons confirmer dans toutes ses parties la description du savant russe.

La fibre de LANDOLT est d'ordinaire un peu plus épaisse que la plupart des expansions du panache supérieur et souvent elle paraît être la continuation de la tige ascendante. Elle monte, parmi les grains externes, en traçant des courbes pour s'accommoder aux corps des cellules visuelles, et se termine, au moyen d'un renflement pointu ou ovalaire, dans l'épaisseur de la membrane limitante ou un peu au-delà. Outre le renflement terminal, il est fréquent d'en observer un autre, placé plus bas, FIG. 1, *f*, *c*. La fibre de LANDOLT, comme le montre la FIG. 2, *g*, présente souvent près du point où elle prênd naissance une inflexion, afin de contourner les pieds des cellules visuelles.

Le *prolongement descendant* des cellules bipolaires traverse la couche des grains internes et, à des niveaux différents de la zone plexiforme interne, se décompose en un panache, dont les fibres sont plus ou moins horizontales, très variqueuses et finissent par un renflement sphéroïdal ou ovalaire, FIG. 1 et 2. Comme dans les grosses bipolaires, la tige descendante émet très souvent des arborisations collatérales aplaties, destinées aux étages superposés de la zone plexiforme. A ce point de vue, on trouve des bipolaires dont la fibre descendante fournit des arborisations à trois étages, lesquels ne sont pas toujours les mêmes, ainsi qu'on peut le voir dans les FIG. 1 et 2; on en observe d'autres dont les tiges inférieures forment des arborisations dans deux étages, PL. II, FIG. 1, *d*, FIG. 2, *k*; tandis que, très souvent aussi, on en aperçoit quelques-unes dont la tige se rend à un seul étage, généralement le cinquième, FIG. 1, *g*. Parfois l'arborisation terminale se montre si étendue qu'elle peut remplir deux étages voisins, FIG. 2, *l*.

Nous n'avons pu jusqu'ici établir un rapport fixe entre la forme et la hauteur des panaches supérieurs et celles des arborisations inférieures. Nous ne saurions affirmer, par exemple, si les bipolaires affectant des relations spéciales avec les bâtonnets se rendent à des étages spéciaux de la couche réticulaire interne.

(1) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; I. *Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien*; Niederländisches Arch. f. Zool., Bd. III, 1875.

(2) RANVIER : *Traité technique d'histologie*, 1875 à 1882.

Couche des cellules amacrines.

Ainsi que nous l'avons fait plus haut en parlant de la rétine des téléostéens, nous classerons les cellules de cette couche (*spongioblastes* de Müller) en deux groupes : 1° les cellules nerveuses ou corpuscules de Dogiel ; 2° les cellules sans cylindre-axe ou cellules *amacrines*.

Cellules nerveuses. Ce sont des éléments volumineux affectant d'ordinaire une forme mitrale ; de leur contour inférieur partent plusieurs branches protoplasmiques horizontales, se ramifiant dans l'épaisseur du premier ou des deux étages les plus externes. Le cylindre-axe, découvert par Dogiel, part souvent d'une grosse branche protoplasmique et, après avoir traversé toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, il devient une fibre qui fait partie de la couche des fibres du nerf optique, fig. 2, *s*. A en juger par la rareté avec laquelle ces éléments apparaissent dans nos préparations, on peut supposer qu'ils sont fort peu abondants.

Cellules amacrines. Elles sont susceptibles d'être divisées en *stratifiées* et *diffuses*.

Cellules amacrines diffuses. Fig. 2, *r* et fig. 3, *O*, *J*. Elles présentent la forme de petits corpuscules ovoïdes ou plexiformes, situés souvent dans la partie supérieure de la couche des grains internes. De leur face ou pôle inférieur, surgissent un ou deux prolongements descendants qui, après quelques divisions, se résolvent en une arborisation variqueuse, élégante et très serrée, occupant une grande partie de l'épaisseur de la zone plexiforme interne. Quant à l'étendue et à la forme de l'arborisation terminale, on peut distinguer deux variétés cellulaires : des éléments dont la ramification terminale est pauvre et constituée par des fibrilles descendantes fines et peu divisées, fig. 3, *J* ; et des éléments dont l'arborisation est très variqueuse et fort serrée, fig. 2, *r* et fig. 3, *o*.

Cellules amacrines stratifiées. Elles se classent tout naturellement, suivant l'ordre des étages auxquels elles fournissent des arborisations, en : 1° cellules du premier étage, cellules du deuxième étage, etc. ; et 2° cellules polystratifiées.

a) *Cellules du premier étage.* Ce sont de petits corpuscules, quadrilatères ou semi-lunaires, dont la face inférieure émet des prolongements d'une grande longueur, qui rayonnent exclusivement dans la portion la plus externe

du premier étage, FIG. 3, *A*. Au point de vue de la grosseur de leurs branches, on pourrait en distinguer deux types : le type à expansions fortes, et le type à expansions fines.

b) *Cellules du deuxième étage*. On en rencontre deux variétés. 1° Des cellules unipolaires, FIG. 3, *C*, *E*, dont le pédicule descendant très court se décompose, au niveau même du deuxième étage, en une élégante étoile de filaments horizontaux, fort délicats et très étendus (plus de 0,2 de millimètre). 2° Des cellules de moindre volume, également piriformes, mais possédant un panache terminal à fibres courtes, variqueuses et fort serrées, FIG. 3, *D*.

c) *Cellules du troisième étage*. Il y a également dans cet étage deux types cellulaires. 1° Les cellules piriformes dont la tige descendante, une fois parvenue dans le troisième étage, se résout en une arborisation étoilée, parfaitement aplatie et très étendue. Les fibrilles de cette arborisation sont droites, elles conservent fidèlement leur plan originaire, ne se divisent jamais, et se terminent par des extrémités un peu renflées, FIG. 3, *F*. 2° Les cellules de forme analogue, mais dont l'arborisation finale est très restreinte, se composant de fibres épaisses, très flexueuses et très variqueuses, FIG. 3, *H*. On rencontre aussi quelquefois une autre variété de cellules, caractérisées par leur taille géante et par une arborisation inférieure se composant de branches grosses et peu flexueuses.

d) *Cellules du quatrième étage*. Mêmes variétés que dans l'étage antérieur : 1° des cellules piriformes donnant au quatrième étage une arborisation étoilée très longue — nous avons suivi quelques fibrilles sur une longueur de près d'un millimètre, — FIG. 3, *N*; 2° des cellules de figure semblable, mais dont la ramification terminale était réduite, serrée et fort variqueuse, FIG. 3, *L*.

e) *Cellules du cinquième étage*. Elles sont en forme de poire et portent une tige droite et très longue. Ces éléments se distinguent surtout en ce que l'arborisation terminale qu'ils émettent s'étale dans la portion inférieure du cinquième étage, c'est-à-dire en dessus même de la couche des cellules ganglionnaires. On observe également les deux variétés cellulaires tant de fois mentionnées : celles à arborisation courte et flexueuse, FIG. 3, *M*; celles à ramification étendue et rayonnante.

Cellules amacrines polystratifiées. Nous avons trouvé quelquefois des cellules piriformes qui fournissent deux arborisations superposées : l'une pour le deuxième étage, l'autre pour le troisième.

Il n'est pas rare d'observer un autre élément qui pourrait se rapprocher du précédent, FIG. 3, *G*. C'est un corpuscule polygonal, émettant des branches descendantes qui, en se ramifiant successivement, donnent naissance à un plexus à fibrilles très fines dans le cinquième étage, et à un autre moins riche dans le deuxième. Quelques branches de l'arborisation du cinquième étage montaient obliquement et renforçaient celles du deuxième étage.

La description que nous venons de donner des cellules amacrines de la grenouille n'a pas la prétention d'être complète. Nous croyons au contraire que, si l'on continuait à faire des essais d'imprégnation au chromate d'argent, on arriverait à découvrir d'autres variétés de spongioblastes, par exemple, certains éléments géants que nous avons très souvent observés chez les reptiles et les oiseaux.

Malgré les lacunes que présente cette description, elle paraitrait très complète, si nous la comparions à celle de DOGIEL (1). En lisant attentivement les quelques lignes que ce savant consacre à ce sujet, on acquiert la conviction qu'il a bien vu certains spongioblastes piriformes, ceux dont la tige descendante se résout en une arborisation aplatie; mais il paraît n'avoir pas reconnu les variétés qu'ils comportent, soit au point de vue du plan de la couche plexiforme interne où ils envoient leurs panaches, soit au point de vue de la forme de ceux-ci. Voici le texte de DOGIEL :
« Quant à la deuxième variété des spongioblastes (nos cellules amacrines),
« ce sont des cellules en massue de plus grande taille que celle des
« bipolaires; elles siègent sur la surface externe du *Neurospongium* (zone
« plexiforme interne). De la face inférieure de ces éléments partent une ou
« plusieurs expansions se ramifiant à une certaine profondeur et dont les
« branches s'étendent parallèlement à la surface rétinienne. Nous ne pouvons
« dire avec sûreté si les filaments variqueux s'anastomosent entre eux. Les
« prolongements des spongioblastes se divisent à un autre niveau que les
« expansions internes des cellules bipolaires ».

Or, si nous consultons la figure annexée au texte de DOGIEL, nous constatons que les niveaux, où les spongioblastes et les cellules bipolaires étalent

(1) A. DOGIEL : *Ueber nervosen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vogel*; Anat. Anzeiger, p. 344, 1888.

leurs panaches inférieurs, correspondent pour les premiers au deuxième étage et pour les secondes au quatrième. Cela démontre que se savant n'a pas réussi à colorer par le bleu de méthylène ni les spongioblastes des autres étages, ni les nombreuses bipolaires dont le panache inférieur occupe des niveaux autres que celui du quatrième étage.

Couche des cellules ganglionnaires

Comme chez les téléostéens, nous trouvons chez la grenouille des cellules ganglionnaires *monostratifiées*, *polystratifiées* et *diffuses*.

Cellules monostratifiées. Il est fort probable que ces éléments appartiennent aux cinq variétés (les mêmes que le numéro des étages principaux de la zone plexiforme) que nous avons décrites dans les poissons; mais nous n'en avons trouvé jusqu'ici chez la grenouille que dans les premier, deuxième et quatrième étages.

a) *Monostratifiées du quatrième étage*. FIG. 4, *c* et FIG. 6, *e*. Ces corpuscules, qui sont très abondants, constituent un plexus presque continu au niveau du quatrième étage, et se colorent d'une façon constante. Ils sont petits, piriformes ou polygonaux, et possèdent une tige ascendante, laquelle se divise d'abord en deux ou quatre branches; celles-ci, une fois arrivées à l'étage indiqué, se décomposent subitement en une arborisation granuleuse, très peu étendue et tellement serrée qu'on ne peut la résoudre qu'à l'aide des objectifs puissants. Encore faut-il, pour en discerner clairement la composition, l'examiner de face, car, vue de profil, elle présente l'aspect d'une masse granuleuse, aplatie, couleur café ou sépia, FIG. 4, *c*. Les dernières ramilles de cette arborisation sont extrêmement flexueuses, moniliformes et garnies d'épines collatérales terminées par une varicosité. En ce qui concerne le cylindre-axe, nous supposons qu'il existe, parce que nous croyons en avoir démontré l'existence chez les oiseaux; mais, chez les batraciens, nous n'avons par été assez heureux pour en obtenir l'imprégnation.

b) *Monostratifiées du deuxième étage*. Nous en avons trouvé deux espèces. La première comprend des cellules piriformes géantes ayant une tige ascendante unique qui, en arrivant au deuxième étage, se divise en deux ou un plus grand nombre de branches horizontales et remarquablement épaisses, FIG. 4, *b*. Parfois, on observe aussi un type plus petit de cette

espèce, comme celui que nous représentons en *f*, FIG. 4. La seconde espèce est formée par des cellules géantes, piriformes ou semi-lunaires, dont les tiges robustes se résolvent, au niveau du deuxième étage, en une ramification terminale lâche, à branches grosses, flexueuses, s'irradiant sur une grande étendue de la rétine, FIG. 6, *a*.

c) *Monostratifiées du premier étage.* Elles sont peu abondantes, à en juger par nos imprégnations. Nous en avons aperçu surtout une variété géante, semi-lunaire, dont la face supérieure du corps se prolongeait en deux ou trois bras, montant obliquement jusqu'à la limite externe de la couche plexiforme. Là, ces bras fournissaient un plexus très riche, horizontal, et très étendu, FIG. 4, *d*.

Cellules bistratifiées. Elles semblent être les plus abondantes. En général, elles entrent dans la formation de deux, plus rarement de trois plexus horizontaux. On peut les classer en trois groupes.

a) *Type géant.* Ce type comprend des cellules multipolaires très volumineuses et de forme semi-lunaire. De leur face supérieure partent deux ou trois bras ascendants fort robustes, qui, à leur passage par le quatrième étage, fournissent des branches collatérales en forme de plexus aplati. Ces bras atteignent ensuite le deuxième étage et, en se ramifiant à plusieurs reprises, ils y constituent un plexus horizontal plus étendu et plus riche que le précédent, FIG. 6, *c*.

b) *Type de taille moyenne.* FIG. 6, *g*. Également multipolaires, ces cellules émettent trois ou quatre prolongements qui montent obliquement jusqu'au niveau du deuxième étage; là, ils se résolvent en une arborisation aplatie, à fibres fines et fort compliquées. Au niveau du quatrième étage, ces prolongements abandonnent un grand nombre de grosses branches collatérales, qui se prolongent horizontalement en formant un plexus assez serré. On observe toujours l'existence de certaines fibres ascendantes et fines qui, partant des grosses branches horizontales du plexus inférieur, s'engagent et se ramifient entre les rameaux du plexus supérieur.

c) *Type petit.* Ce sont des éléments mono- ou multipolaires, dont les prolongements ascendants sont de faible grosseur, et constituent des plexus très délicats dans le deuxième et le quatrième étage, FIG. 6, *f*.

Cellules polystratifiées. Elles forment d'ordinaire trois plexus superposés. On en rencontre chez la grenouille deux types principaux. *Premier type.* C'est un élément multipolaire, polygonal ou ovoïde, dont les bras ascendants constituent, en se ramifiant successivement, des plexus dans le cinquième, le quatrième et le deuxième étage, FIG. 6, *d*. *Second type.* Il possède quelques prolongements ascendants qui, à mesure qu'ils traversent la zone plexiforme, émettent des plexus horizontaux au niveau des quatrième, troisième et deuxième étages, FIG. 4, *a*. Ces plexus sont constitués par des ramilles d'une extrême délicatesse, ce qui permet de les rapprocher de certains plexus formés par quelques cellules polystratifiées des reptiles. (Voyez FIG. 5, *B*, PL. III.)

Cellules nerveuses diffuses. FIG. 4, *c* et FIG. 6, *b*. On observe parfois certains éléments multipolaires, de taille moyenne ou de petite taille, dont les branches protoplasmiques se ramifient et se terminent dans presque toute l'épaisseur de la zone plexiforme, sans s'y disposer en plexus aplatis. On distingue deux variétés de ces cellules. Les unes sont de petite taille et munies d'une ramification protoplasmique très fine et très mêlée, FIG. 4, *c*. Les autres sont de dimension plus grande et fournissent une arborisation lâche et plus étendue, FIG. 6, *b*.

Couche des fibres du nerf optique.

Ces fibres offrent les mêmes caractères que celles des téléostéens. Elles se disposent en faisceaux divergents à partir de la papille où, ainsi que le signala NICATI (1), elles constituent un véritable chiasma, passant celles du côté externe du nerf optique à la région interne de la rétine, et réciproquement. On aperçoit cependant des fibres du nerf optique qui ne subissent pas d'entrecroisement, et s'engagent dans les régions plus immédiates de la rétine.

La plupart des fibres du nerf optique, en atteignant la couche des cellules ganglionnaires, deviennent des cylindre-axes de ces éléments. On observe aussi des fibres nerveuses ascendantes en continuité avec le prolongement nerveux des spongioblastes de DOGIEL, et, quoique plus rarement, quelques autres fibres, généralement très fines, qui semblent se rendre aux couches plexiformes. Nous allons dire quelques mots de ces fibres.

(1) NICATI : *Recherches sur le mode de distribution des fibres nerveuses dans les nerfs optiques et dans la rétine*; Archives de physiologie, 1875, t. II, p. 521.

Dans notre premier travail sur la rétine des batraciens (1) nous avons signalé l'existence de certaines fibrilles droites, non ramifiées qui, partant de quelques points de la frontière inférieure de la zone plexiforme interne, rayonnent dans tous les sens et concourent à la construction des plexus horizontaux de cette zone. Nous fûmes porté à considérer ces fibres comme la continuation directe d'une partie de celles de la couche du nerf optique, attendu que jamais elles ne se montrèrent en continuité ni avec les panaches des cellules amacrines, ni avec ceux des corpuscules ganglionnaires. Les caractères mêmes de ces fibres plaidaient en faveur de cette interprétation; ils rappelaient ceux des cylindre-axes, à savoir : une longueur énorme (dépassant parfois un millimètre), une finesse extrême, l'absence de ramifications, et une grande netteté de contours. Mais l'impossibilité de démontrer *de visu* leur continuité avec les fibres optiques et la découverte que nous fîmes ultérieurement de certains types de spongioblastes et de cellules ganglionnaires, dont les fibrilles terminales sont lisses, droites et d'une grande longueur, nous ont obligé à modifier notre opinion à l'égard de la nature des fibrilles mentionnées. Chez les téléostéens, les reptiles et les mammifères, on voit quelques éléments ganglionnaires, de figure quadrilatère ou semi-lunaire, qui fournissent à la couche plexiforme voisine un nombre considérable de fibrilles fines et divergentes, se dirigeant horizontalement dans presque toute l'épaisseur de cette couche, et s'accumulant de préférence au niveau des plexus horizontaux. Or, ce serait un fait bien exceptionnel si ces éléments n'existaient pas chez les batraciens. C'est pourquoi nous sommes assez porté à admettre leur existence chez la grenouille; cela expliquerait suffisamment la présence des rayonnements fibrillaires qu'on obtient si souvent dans les imprégnations par la méthode dite, d'*imprégnation double*; seulement, on ne sait pour quelle cause, les cellules d'origine de ces fibrilles ne se colorent pas, FIG. 4, *g*. On observe, dans la FIG. 4, *g*, que la richesse du panache supérieur de ces éléments surpasse tout ce que nous connaissons à cet égard; leurs fibrilles qui montent obliquement à travers les divers étages de la couche plexiforme interne s'accumulent de préférence au niveau de ceux-ci, atteignant une longueur énorme, sans que jamais on puisse constater qu'elles se divisent. Elles semblent se terminer par des extrémités libres un peu renflées.

(1) CAJAL : *Pequenas communicationes, etc*, III; *La retina de los batracios y reptiles*; Agosto, 1891.

Il est également probable que certains rayonnements de fibrilles fines et horizontales, qui partent de la limite supérieure de la couche plexiforme interne et embrassent une grande partie de cette zone, proviennent de quelques spongioblastes spéciaux dont l'imprégnation est extrêmement difficile, FIG. 4, *h*. Du reste, ces éléments existent réellement chez les poissons, FIG. 2, *A*, PL. I, et chez les mammifères, FIG. 8, *A*, PL. V.

Fibres se terminant dans la zone plexiforme externe. Dans quelques préparations colorées par la méthode de la double imprégnation, nous avons constaté l'existence de certaines fibrilles très fines, sortant de la partie inférieure de la couche des grains ou de la région externe de la zone plexiforme interne. Après un cours ascendant et plus ou moins flexueux, elles aboutissent au plan inférieur de la zone plexiforme externe, où elles forment une arborisation horizontale très variqueuse et tout à fait libre, FIG. 3, *i*, PL. II.

Nous avons observé un cas, où quelques-unes de ces fibrilles ascendantes émergeaient d'une petite tige d'apparence protoplasmique, FIG. 3, *h*, faisant suite très probablement à une cellule non imprégnée qui serait placée au niveau des cellules amacrines. La ressemblance de ces fibrilles avec celles qui, chez les téléostéens, partent de certains corpuscules spéciaux, PL. I, FIG. 4, rend très probable la supposition de l'existence, chez la grenouille, de ces mêmes corpuscules; seulement l'imprégnation en serait très difficile ou même impossible par les procédés actuels. Nous pensons cependant qu'en réitérant les essais d'imprégnation et en modifiant un peu la méthode, on finirait par mettre ces cellules en évidence.

Quant aux fibrilles ascendantes et indépendantes qui sortent de la couche plexiforme interne, FIG. 3, *i*, nous en ignorons l'origine. Il pourrait se faire qu'elles soient de la même nature que celles qui ont été décrites antérieurement et qu'elles partent de quelque tige descendante des corpuscules spéciaux dont nous avons supposé l'existence. Elles pourraient aussi représenter le trajet périphérique de quelques fibrilles nerveuses centrifuges, se dégageant de la couche des fibres optiques pour s'arboriser dans la zone plexiforme externe.

Fibres optiques pénétrant dans la couche plexiforme interne. On trouve, quoique fort rarement, des fibres de la couche du nerf optique, qui, après avoir passé entre les cellules ganglionnaires, pénètrent obliquement dans la zone plexiforme interne, et parcourent horizontalement une grande étendue, FIG. 6, *h*. Nous ignorons la terminaison de ces fibrilles.

Il nous a été impossible de trouver jusqu'ici, chez les batraciens, les fibres centrifuges qui se ramifient au niveau des cellules amacrines, et que nous avions décrites chez les oiseaux et les mammifères. Cela provient, sans doute, non de l'absence de ces fibres, mais de leur faible affinité, chez certains animaux, pour le chromate d'argent.

Cellules névrogliques

Cellules en araignée. Nous n'en avons pas trouvé dans l'épaisseur du nerf optique, où elles sont très abondantes chez les oiseaux et les mammifères; par contre, elles apparaissent très nettement entre les faisceaux de tubes nerveux qui constituent le nerf optique. Ce sont des éléments lamelleux et de grande taille, dont les contours échancrés se prolongent sous la forme d'appendices aplatis, ramifiés et fort longs. Le chromate d'argent les colore en café foncé.

Cellules épithéliales ou fibres de Müller. Ces corpuscules s'imprègnent avec la plus grande facilité et présentent, dans les coupes transversales de la rétine, tous les détails de conformation signalés par les histologistes, notamment par Schwalbe et Ranvier. La fig. 1, Pl. VI, donne une idée nette de ces éléments. Les expansions lamelleuses que ces cellules émettent au niveau de séparation des grains externes d'avec les grains internes, et au niveau de la zone ganglionnaire, constituent un système de cavités fermées dans le sens horizontal, destinées à loger les corpuscules nerveux et à éviter les contacts. Très souvent on voit partir de ces fibres, à la hauteur des cellules amacrines, fig. 3, *d*, Pl. VI, des prolongements descendants qui longent sur une certaine étendue, dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne, les tiges descendantes des dites cellules. D'ordinaire, on ne trouve pas d'expansions dans la zone plexiforme externe ; mais, en revanche, elles sont très nombreuses au niveau de la zone plexiforme interne. Ce sont de petites épines tantôt ramifiées, tantôt indivises, qui semblent servir, par leur direction horizontale, à soutenir et à isoler les plexus horizontaux de la zone plexiforme interne, fig. 1, *e*, Pl. VI.

Là où deux cellules voisines se colorent, on reconnaît qu'il y a une certaine distance entre les tiges, au niveau de la couche plexiforme inférieure, et que les épines collatérales partant de ces tiges sont en contact par leurs sommets ou par leurs côtés, laissant entre elles certains espaces quadrilatères ou irréguliers qui servent à loger les fibres nerveuses (plexus

des étages). Il résulte de cette disposition que les connexions médiates des plexus sont faciles seulement dans chaque plan d'arborisation; mais qu'elles sont très difficiles ou même impossibles entre deux plans superposés de fibres nerveuses.

III.

La rétine des reptiles.

PLANCHES III ET IV.

Nos recherches ont porté surtout sur la rétine du lézard : *Lacerta viridis*; c'est cette rétine qui nous a fourni les plus belles préparations, à cause de son épaisseur relativement considérable. Nous avons aussi réussi, quoique moins fréquemment, chez le *Lacerta muralis* et l'*Emys europæa*. Tout dernièrement, enfin, nous avons eu l'occasion d'étudier la rétine très intéressante du caméléon, *Chamæleon vulgaris*.

Couche des cônes et des bâtonnets.

Les cellules visuelles se colorent avec une certaine facilité, surtout au niveau du segment interne. On constate facilement ce fait, bien connu des histologistes, que la rétine du lézard ne contient pas de bâtonnets. On arrive aussi à mettre en évidence dans les bonnes préparations les cônes jumeaux, décrits chez les reptiles par MM. SCHULTZE, HOFFMANN, RANVIER, etc.

Couche des corps des cellules visuelles.

Lorsqu'on examine la rétine des lézards, après l'avoir préparée par les méthodes communément employées (durcissement par l'alcool ou le bichromate, enrobage dans la celloïdine, coloration au carmin de GRENACHER, etc.), on aperçoit dans la zone occupée par les corps des cellules visuelles trois rangées de noyaux. Les rangées externe et moyenne appartiennent aux cônes; tandis que la rangée interne correspond aux cellules bipolaires déplacées, FIG. 3, *c*, PL. III.

Corps des cônes droits. Ils se rangent en deux files : l'une, externe, est formée par des noyaux ovoïdes situés immédiatement au-dessous de la membrane limitante; l'autre, interne, renferme des noyaux plus allongés et de forme ellipsoïde. Autour des noyaux, il existe une mince couche de protoplasma apparaissant colorée en café ou en jaune brun. Du pôle supérieur

part une tige épaisse qui se continue avec l'article interne des cônes, tandis que du pôle inférieur émane une fibre mince qui se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme externe par un épaississement conique. De la base de ce renflement émergent 4 ou 5 fibrilles délicates, à cours horizontal et rayonnant, terminées librement par une nodosité, FIG. 2.

Corps des cônes obliques. Ils possèdent un noyau allongé situé immédiatement en dessous de la membrane limitante. Leur pôle inférieur émet une fibre fine, très longue qui, en changeant de cours, trace une courbe à concavité latérale, pour se terminer au moyen d'un renflement conique placé presque horizontalement dans la portion interne de la zone plexiforme externe, c'est-à-dire à un niveau inférieur à celui qui est occupé par les pieds des cônes droits ou ordinaires, FIG. 1, *c*. De cette manière, la zone plexiforme externe se trouve divisée en deux étages ou plexus superposés; l'un, externe, composé des filaments provenant des cônes droits et des panaches de certaines bipolaires; l'autre, interne, formé des filaments des cônes obliques et du panache supérieur de quelques autres bipolaires.

Cônes jumeaux. Nous en avons coloré quelques couples, FIG. 1, *d*. Chaque cellule associée présente un grain et une fibre descendante indépendante; mais les deux fibres n'ont pas leur renflement terminal au même niveau. D'ordinaire, la fibre dont le noyau est situé le plus haut envoie son pied terminal à l'étage externe de la zone plexiforme; tandis que celle provenant de l'autre noyau l'amène à l'étage interne. Il s'ensuit que, très probablement, chaque élément visuel du couple se met en rapport avec une cellule bipolaire différente.

Enfin, pour être complet, nous ajouterons que quelques grains ou noyaux des cônes présentent souvent une stratification en bandes claires et obscures, dont la signification est incertaine, FIG. 1, *e*.

Cellules bipolaires déplacées, FIG. 7, *f*, *h*, *g*. Ce sont les cellules basales externes de RANVIER (1), étudiées particulièrement par cet auteur chez le gecko. HOFFMANN (2) les avait auparavant signalées chez la tortue, et démontré le premier leur continuation avec une massue de LANDOLT. Chez le lézard, ces éléments apparaissent avec les mêmes caractères que chez la grenouille; seulement ils sont beaucoup plus volumineux et placés

(1) RANVIER : *Traité technique d'histologie*, p. 961.

(2) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; Niederländisches Arch. f. Zool., Bd. III, H. 1, p. 12, 1876.

dans une région moins profonde que chez les batraciens. Leur corps est fusiforme, quelquefois sphéroïdal, FIG. 7, *h*. De ses pôles partent deux prolongements; l'un ascendant qui n'est autre chose qu'une massue de LANDOLT; l'autre descendant qui se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne par une arborisation libre et aplatie. Au niveau de la zone plexiforme externe, la tige descendante émet quelques branches horizontales, courtes et terminées librement. Quelquefois le prolongement ascendant manque ou apparaît plus court que d'ordinaire, n'atteignant par la membrane limitante, FIG. 7, *g*. Nous ignorons s'il s'agit là d'une disposition préexistante ou d'un défaut d'imprégnation.

Ces mêmes faits peuvent se constater, quoique moins clairement, lorsqu'on emploie la méthode de coloration d'EHRLICH. Par cette méthode, la matière colorante agit, de préférence, sur les bipolaires déplacées, tandis qu'elle est sans effet sur les fibres et les pieds terminaux des cônes.

Couche plexiforme externe.

Dans cette couche se rencontrent trois espèces d'éléments : les pieds des cônes droits et obliques, les panaches ascendants des cellules bipolaires, ordinaires et déplacées, et les arborisations protoplasmiques des cellules horizontales. Comme nous l'avons dit plus haut, la couche plexiforme peut être subdivisée en deux sous-zones : l'une, *externe*, dans laquelle s'étalent les filaments des cônes droits et les panaches de certaines bipolaires ; l'autre, *interne*, où se placent de préférence les pieds des cônes obliques et une autre espèce de bipolaires plus profondément située. Les arborisations des cellules horizontales, surtout de celles qui ont un panache supérieur en brosse, semblent concourir aux deux sous-zones.

Couche des cellules horizontales

Ces cellules se colorent très rarement. C'est pourquoi nous n'avons pu les étudier d'une façon assez complète pour déterminer leurs homologies avec les cellules horizontales des téléostéens et des batraciens. Les types qui s'observent le plus communément dans les préparations sont les deux suivants : les *cellules en brosse* et les *cellules étoilées*, FIG. 7, *j*, *m*, PL. III.

Les cellules en brosse sont très semblables aux cellules décrites chez les batraciens sous le nom de *cellules horizontales internes*, FIG. 7, *j*, et aux éléments que nous avions signalés chez les oiseaux sous le nom de *cellules*

subréticulaires en brosse. Elles se composent d'un corps cuboïde ou hémisphérique, qui donne naissance à sa partie supérieure à un grand nombre de prolongements courts et ascendants, qui atteignent jusqu'à la partie la plus superficielle de la zone plexiforme externe, où ils se mettent en contact avec les pieds des cônes droits. De la partie latérale du corps de chacune de ces cellules en brosse, et très souvent d'une branche protoplasmique, se détache une fibre délicate, à direction horizontale, qui émet de distance en distance de courtes épines ascendantes terminées par un petit renflement, FIG. 7, *j*. Cette fibre est très probablement un cylindre-axe dont la destinée nous est encore inconnue. Cependant, si l'analogie pouvait trouver ici son application, nous inclinerions à admettre que ces prolongements nerveux finissent au moyen d'arborisations libres dans la même couche plexiforme, et à une distance assez considérable. Car c'est ainsi que se terminent les mêmes cylindre-axes de la rétine des oiseaux, comme nous le verrons plus bas. Il pourrait même se faire que ces terminaisons fussent représentées par certaines arborisations ascendantes au milieu desquelles aboutissent quelques fibres fines et horizontales, que l'on trouve quelquefois dans la zone plexiforme externe du lézard, FIG. 1, *x*.

Cellules étoilées et aplaties. FIG. 7, *m*. Nous avons pu observer ces cellules, grâce à la coloration au bleu de méthylène. Vues de côté, elles présentent la forme semi-lunaire. De leur face supérieure et de leurs faces latérales, naissent des expansions divergentes montant obliquement jusqu'à la zone plexiforme interne, où elles semblent se terminer après quelques divisions. Le cylindre-axe prend naissance d'un côté de ces cellules, et se prolonge horizontalement entre les corpuscules de même nature; sa terminaison nous est encore inconnue. Il nous a semblé que les branches protoplasmiques de ces éléments ne remontent pas si haut que celles des corpuscules en brosse; ils pourraient donc servir à établir des rapports entre les cônes obliques, tandis que les autres cellules mettraient en relation les cônes droits.

Couche des cellules bipolaires.

Leurs caractères sont presque identiques à ceux des corpuscules analogues des batraciens et des oiseaux. Disons, tout de suite, que les résultats de nos recherches sur les cellules bipolaires concordent pleinement avec ceux de DOGIEL chez la tortue; nous n'avons pu y ajouter que certains détails peu importants.

D'abord, il convient, ainsi que nous l'avons fait pour la rétine des batraciens, de distinguer deux types de bipolaires : les *grandes bipolaires* ou externes ; les *petites bipolaires* ou internes.

Les *petites bipolaires* sont les plus nombreuses ; elles affectent une forme ovoïde ou en fuseau, FIG. 1, *o*. On y voit deux prolongements : l'un ascendant, l'autre descendant.

L'*expansion ascendante* est plus épaisse que la descendante ; elle monte, plus ou moins flexueusement, jusqu'à la zone plexiforme externe ; là, elle se décompose en un panache de fibres fines, à marche horizontale. D'ordinaire, une des branches de ce panache, après un court trajet horizontal ou oblique, prend un cours vertical et devient une massue de LANDOLT, FIG. 1, *s*. Celle-ci est terminée, comme on le sait, au moyen d'un renflement, dont la pointe effleure la partie externe de la membrane limitante. Les autres expansions, généralement assez courtes, parfois très peu nombreuses, trois ou quatre, finissent librement par une nodosité dans l'épaisseur de la couche plexiforme. Il n'est pas rare d'observer que ces expansions, après un trajet horizontal variable, deviennent ascendantes et se mettent en contact avec les renflements basilaires des cônes droits.

L'*expansion descendante* suit généralement une direction oblique au niveau de la couche, dite des grains internes. Mais, une fois parvenue à la couche plexiforme interne, elle prend une direction verticale et se termine à l'un des étages de cette couche par une arborisation variqueuse, courte et aplatie. Au point de vue du nombre des arborisations terminales, on peut distinguer, ainsi qu'il y a lieu de le faire chez les batraciens, des bipolaires possédant une seule arborisation inférieure, FIG. 1, *q*, et des bipolaires dont la tige descendante forme des arborisations superposées. Les arborisations collatérales sont ordinairement au nombre de deux ou trois, rarement en plus grand nombre ; elles s'étalent au niveau des plexus formés par les cellules ganglionnaires et amacrines, FIG. 1, *r*. L'arborisation terminale, c'est-à-dire la plus profondément située, s'étale très souvent dans la partie inférieure du cinquième étage, et peut se mettre en contact direct avec la face supérieure des cellules ganglionnaires.

Les *grandes bipolaires* correspondent exactement aux éléments de même nom chez la grenouille. Elles ont un corps ovoïde, placé immédiatement en dessous de la zone plexiforme externe, FIG. 1, *p*. Leur noyau est assez volumineux ; mais il se voit très rarement dans les préparations au chromate d'argent, à cause de l'épaisseur relativement considérable de la couche de protoplasme qui l'entoure. Le panache supérieur est formé par quelques

branches naissant directement du corps cellulaire, se ramifiant à plusieurs reprises et se terminant par une nodosité. La plupart des fibrilles terminales émettent des épines ascendantes, qui se terminent également entre les pieds des cônes par un renflement. Il n'y a pas de massue de LANDOLT, ou, du moins, s'il en existe, nous n'avons point réussi à les imprégner. Quant à la tige descendante, elle a les mêmes propriétés que celle des bipolaires ordinaires. Il nous a semblé, cependant, que l'arborisation finale s'étale de préférence au niveau du cinquième étage, FIG. 1, *p*.

Au point de vue des connexions qui s'établissent entre les deux espèces de cellules bipolaires et les cônes, il paraît vraisemblable d'admettre que les grandes bipolaires, celles dont le panache supérieur atteint la partie la plus externe de la zone plexiforme externe, entrent plus particulièrement en relation avec les cônes droits; tandis qu'on peut considérer les bipolaires ordinaires, celles dont le panache s'aplatit et s'épanouit plus profondément, comme se mettant en contact avec les cônes obliques. Cependant ces relations ne sont pas exclusives, car les panaches des bipolaires ne sont pas rigoureusement stratifiés, comme chez les téléostéens ou les oiseaux; elles sont seulement prédominantes pour chaque espèce de bipolaires.

Couche des cellules amacrines.

Cellules nerveuses ou corpuscules de DOGIEL. Ce sont des éléments en forme de mitre, ayant des expansions protoplasmiques horizontales qui s'étalent sur le premier étage, et un prolongement cylindraxil descendant et qui s'engage, comme l'a démontré DOGIEL, dans la couche des fibres du nerf optique, FIG. 5, *e*.

Cellules amacrines. Elles ont été signalées chez la tortue par DOGIEL. Mais la description que cet auteur en donne est si sommaire, qu'il serait très difficile de se former, d'après elle, une idée précise du nombre et de la forme de ces intéressants éléments. « Les spongioblastes, affirme-t-il, sont « un peu plus gros que les cellules bipolaires et ils siègent sur le côté ex- « terne du *Neurospongium* (couche plexiforme interne). De la face inférieure « de ces éléments partent trois ou quatre prolongements qui se divisent « plusieurs fois et s'anastomosent avec les spongioblastes voisins, formant « ainsi un réseau nerveux à mailles serrées, placé dans la portion interne « du *Neurospongium* (1). »

(1) *Loco citato :* Anat Anzeiger, 1888, p 138.

Par l'examen de la Pl. III, fig. 4 et 5, dans lesquelles nous représentons les formes principales des cellules amacrines, le lecteur pourra facilement juger de la grande supériorité de la méthode de coloration au chromate d'argent sur celle d'Ehrlich que Dogiel a exclusivement employée. Il lui sera également aisé de se convaincre de l'absence complète d'anastomoses entre les arborisations des éléments voisins, et aussi de ce fait, que nous avons constaté dans toute la série animale, que chaque plan ou étage de la zone plexiforme interne renferme des arborisations appartenant à des spongioblastes spéciaux.

Cellules amacrines diffuses. Ces cellules sont très probablement les spongioblastes observés par Dogiel, car elles se colorent de préférence par le bleu de méthylène, fig. 4, *a*, *i*, et fig. 5, *a*. Ainsi que nous l'avons observé chez la grenouille, ces cellules sont petites, piriformes, et leur tige descendante se divise de bonne heure en branches flexueuses, garnies de plusieurs appendices collatéraux courts et fort variqueux. L'ensemble de l'arborisation ainsi formée remplit en grande partie l'épaisseur de la couche plexiforme interne, mais la plupart de ses branches tendent particulièrement à se concentrer au niveau du cinquième étage.

Au point de vue de l'amplitude de l'arborisation terminale, on peut distinguer deux variétés de cellules amacrines diffuses : celles dont quelques branches principales suivent, avant de devenir descendantes, un cours horizontal au niveau du premier étage, fig. 4, *i*, et celles dont les prolongements partent d'une tige descendante et s'abaissent à angle aigu jusqu'à leur terminaison, fig. 4, *a*, et fig. 5, *a*. Les expansions primaires et secondaires de ces cellules sont souvent hérissées de petites épines ou ramilles collatérales terminées par une varicosité.

a) *Amacrines stratifiées du premier étage.* Jusqu'à présent nous n'avons rencontré dans cet étage qu'une sorte de corpuscules de forme semilunaire, dont la face inférieure émet des prolongements horizontaux, rayonnants et d'une grande longueur, fig. 4, *f*.

b) *Amacrines du deuxième étage.* On constate facilement l'existence de trois variétés de cellules : les amacrines géantes à branches épaisses, les amacrines à arborisation fine et rayonnante, et les amacrines à panache peu étendu et serré.

Les cellules *amacrines géantes* sont des éléments très remarquables. Leur corps est plexiforme et plus ou moins irrégulier, fig. 4, *e*. Une fois

arrivé au niveau du deuxième étage, le pédicule descendant constitue une magnifique étoile à branches épaisses et horizontales. Les expansions divergentes conservent leur grosseur originelle pendant un trajet assez considérable; mais, subitement, elles deviennent fines et à contour lisse; elles ressemblent dès lors complétement à des cylindre-axes, Pl. III, fig. 4, *m*, et Pl. IV, fig. 2, *b*, et parcourent une étendue vraiment énorme sans se ramifier (plus de 0,7 de millimètre). Il est à remarquer aussi qu'elles augmentent un peu en épaisseur avant de se terminer par une extrémité renflée. Ces singulières cellules sont représentées de face dans la Pl. IV, fig. 2, et de profil dans la Pl. III, fig. 4, *e*.

Les *amacrines à panache fin et étoilé* — nous les appellerons dorénavant cellules à panache rayonnant — possèdent les propriétés des corpuscules analogues que nous avons décrits chez les téléostéens et les batraciens. Nous croyons inutile d'en reproduire la description. Nous ajouterons seulement que les fibres rayonnantes sont d'une finesse extraordinaire et qu'elles se terminent par des bouts variqueux, fig. 5, *h*, au niveau du deuxième étage. A quelque distance de l'extrémité de ces fibrilles, surtout sur les filaments les plus longs (on en trouve qui ont près d'un millimètre), on constate que l'épaisseur augmente sensiblement, et que les varicosités sont plus volumineuses.

Les *cellules amacrines à panache court*, fig. 5, Pl. III, *b, c*, affectent la forme d'une poire, dont le pédicule, tourné vers le bas, est tantôt mince et unique, tantôt multiple ou prématurément divisé. L'arborisation finale, s'étalant sur le deuxième étage, est réduite à des ramilles flexueuses et variqueuses tellement rapprochées qu'il devient souvent difficile d'en suivre le cours total. Eu égard à leur taille, on pourrait classer ces éléments en *petits*, *c*, et en *moyens*, *b*, fig. 5.

Pour être complet, nous mentionnerons encore une autre cellule géante, de forme mitrale ou semi-lunaire, qui s'imprègne tout particulièrement dans les préparations faites par la méthode de Dogiel, fig. 7, Pl. III, *n*. Les deux seules expansions robustes partent des extrémités du corps cellulaire et descendent obliquement en se ramifiant pour s'épanouir dans le deuxième étage.

c) *Cellules amacrines du troisième étage*. On observe trois variétés de ces éléments : les cellules à arborisation fibrillaire et rayonnante, les cellules à arborisation courte et flexueuse, et les cellules géantes.

Les *cellules à arborisation rayonnante* sont plus volumineuses que les cellules du deuxième étage; elles présentent une arborisation dont les fibrilles terminales sont droites et d'une longueur très remarquable, fig. 4, Pl. III, *b*, *g*.

Les *cellules à arborisation courte*, FIG. 4, *h*, sont piriformes et assez volumineuses; elles fournissent au troisième étage des branches horizontales, courtes, variqueuses et modérément ramifiées.

Les *cellules géantes* ne sont peut-être que certains des éléments précédents possédant des dimensions exagérées, FIG. 5, *f*. Quoi qu'il en soit, ces corpuscules se présentent d'une façon constante chez tous les vertébrés, mais c'est chez les reptiles qu'ils offrent les dimensions les plus grandes. Celui que nous représentons dans la FIG. 5, *f*, appartenait à un lézard adulte, et avait un corps piriforme si volumineux, qu'il s'étendait vers la partie supérieure jusque près de la zone plexiforme externe. La tige fort épaisse de ce corpuscule se décomposait en une arborisation aplatie et irrégulièrement étoilée, à branches grosses et variqueuses.

Chez le *Lacerta agilis* très jeune, nous avons trouvé quelques cellules de ce genre, dont l'arborisation était d'une admirable régularité et d'une très grande étendue. On voyait de plus sur une zone d'une coupe horizontale très bien réussie de la rétine, que toutes les arborisations terminales se rendaient dans le même plan, s'y mettant en contact et s'y entrecroisant d'une façon intime.

d) *Amacrines du quatrième étage.* Sauf l'absence du type géant, les cellules de cet étage sont complétement semblables à celles du précédent. Ainsi, on y observe *une cellule petite*, ou tout au moins de taille moyenne, dont la tige descendante constitue une arborisation à filaments fins et rayonnants, FIG. 4, *b*. On y trouve aussi un *corpuscule relativement volumineux*, dont le pédicule descendant se résout en un panache de fibres épaisses, variqueuses, ramifiées à plusieurs reprises et très serrées.

e) *Amacrines du cinquième étage.* Nous avons trouvé dans cette région des ramifications provenant des deux espèces cellulaires tant de fois mentionnées : 1° les cellules à touffe flexueuse, lâche et relativement courte, FIG. 4, *c*; 2° les cellules à panache terminal filamenteux, rayonnant, dont les fibrilles parcourent sans se diviser une grande étendue de la portion la plus profonde du cinquième étage, FIG. 5, *d*.

Cellules amacrines bistratifiées. Nous appelons ainsi certaines cellules semi-sphériques, multipolaires, placées immédiatement au-dessus de la zone plexiforme interne, FIG. 5, *g*. Du contour du corps de ces cellules partent quelques branches horizontales, lesquelles, à une certaine distance, deviennent brusquement verticales et constituent, sur le cinquième étage,

un plexus de filaments très longs et très grêles. Dans les deux premiers étages, se ramifient aussi certaines branches provenant soit des prolongements principaux, soit du corps cellulaire même. Ces corpuscules se trouvent aussi, mais un peu modifiés, chez les mammifères, Pl. V, fig. 7, *C*, et chez les batraciens, Pl. II, fig. 3, *G*.

Couche des cellules ganglionnaires.

La rétine des reptiles est très riche en variétés de cellules ganglionnaires. Parmi elles il s'en trouve quelques-unes dont l'arborisation protoplasmique est si fine, qu'il faut appliquer, pour la discerner, les objectifs les plus forts. D'autres offrent une arborisation polystratifiée d'une forme et d'une élégance admirables. En général, on peut affirmer que les reptiles sont les animaux dont les cellules amacrines et les corpuscules ganglionnaires sont arrivés au plus haut degré d'évolution et de perfectionnement.

Cellules monostratifiées. Nous n'en avons rencontré que dans quelques étages, faute peut-être d'avoir réussi à les imprégner partout où elles existaient. Les cellules que nous avons rencontrées le plus fréquemment sont les suivantes.

a) *Petits éléments arborisés dans le quatrième étage*, fig. 5, *C* et fig. 6, *D*, *F*. Ce sont sans doute les plus abondants de tous ceux de cette espèce; ils correspondent exactement aux petits éléments du quatrième étage, que nous avons signalés chez les téléostéens et les batraciens. Ils possèdent un corps piriforme muni d'une tige ascendante, laquelle se divise d'abord en trois ou quatre branches, et se résout ensuite en une arborisation terminale aplatie, qui s'étend tout entière dans le quatrième étage. Celle-ci se compose d'un nombre extraordinaire de ramilles flexueuses, variqueuses et notablement rapprochées. Vues de profil, ces arborisations présentent l'aspect d'une masse granuleuse, couleur café. Leur ensemble forme dans le quatrième étage une ligne parallèle à la surface de la rétine, granuleuse, presque continue. Quant au cylindre-axe, nous en supposons l'existence; mais nous ne sommes pas encore parvenu à le colorer.

b) *Cellules ganglionnaires du deuxième étage*, fig. 6, *I*. Il s'agit de cellules piriformes géantes, pourvues d'un prolongement ascendant très robuste qui, après avoir atteint le deuxième étage, s'y décompose en une ramification aplatie, à branches fort épaisses et flexueuses.

c) *Cellules ganglionnaires du premier étage*, FIG. 5, *D*. A cette espèce appartiennent certaines cellules de grandeur moyenne et multipolaires, dont les prolongements nombreux et minces suivent dans l'épaisseur du cinquième étage une direction d'abord horizontale, puis ascendante, et traversent toute la zone plexiforme interne, pour se rendre, enfin, dans la partie supérieure de cette zone ; là, ils constituent un plexus serré de branches fines et variqueuses. Outre ces tiges directes, plusieurs rameaux fins, collatéraux et ascendants, qui prennent naissance sur la partie horizontale de ces tiges, contribuent aussi à la formation du plexus mentionné.

Cellules polystratifiées. a) *Corpuscules des deuxième, troisième et quatrième étages*. Ces corpuscules sont peut-être les plus abondants de tous les polystratifiés; ils présentent chez les reptiles une élégance et une régularité de forme vraiment remarquables. On en observe deux variétés : l'une épaisse, l'autre mince ; mais, sauf cette différence, elles se comportent de même, FIG. 6, *H*, *C*.

Le corps de ces éléments est semi-lunaire lorsqu'ils sont multipolaires, et piriforme ou pyramidal lorsqu'ils possèdent une seule expansion ascendante. La tige unique ou les diverses tiges ascendantes se bifurquent une ou deux fois dans la première portion de leur trajet. Dès qu'elles atteignent le quatrième étage, elles deviennent presque toutes horizontales et constituent un premier plexus de branches épaisses, flexueuses et traçant quelques angles ou festons aux points de naissance des rameaux secondaires. De ce plexus profond, partent à angle droit un grand nombre de ramilles fines, verticales et presque droites, lesquelles, parvenues au deuxième étage, se ramifient et constituent un plexus à filaments courts, flexueux et fort variqueux. A leur passage par le troisième étage, quelques-uns de ces prolongements ascendants donnent naissance à de petits rameaux collatéraux, variqueux et tortueux, dont l'entrecroisement constitue un plexus lâche intermédiaire.

b) *Cellules du premier et du deuxième étage*. Nous rangeons dans cette catégorie certains éléments fusiformes et multipolaires, dont la plupart des branches protoplasmiques se disposent en un plexus très lâche dans le voisinage de la couche ganglionnaire, c'est-à-dire sur le cinquième étage, mais dont quelques branches contribuent aussi à la formation du plexus siégeant dans le premier étage, FIG. 6, *G*.

c) *Cellules ganglionnaires polystratifiées à arborisation fine et granuleuse.* Il existe des corpuscules polystratifiés de petite taille, très remarquables par ce caractère, que leurs ramilles protoplasmiques sont d'une finesse extrême (les plus délicates que l'on connaisse), et qu'elles constituent des plexus granuleux et serrés, plus épais d'ordinaire que les étages de la zone plexiforme, FIG. 5, *A*, *B* et FIG. 6, *E*.

En tenant compte de leur situation et de l'étendue de leurs arborisations terminales, nous avons ramené ces cellules aux différents types suivants : 1° les éléments dont le plexus terminal diffus embrasse le troisième et le quatrième étage, FIG. 5, *A* ; 2° les éléments dont le plexus terminal se condense spécialement au niveau du troisième, du quatrième et de la moitié supérieure du cinquième étage, FIG. 5, *B* et 6, *E*. Dans tous ces corpuscules, les plexus deviennent de plus en plus fins et granuleux, à mesure qu'ils occupent un plan plus périphérique.

Cellules ganglionnaires diffuses. Nous en avons seulement trouvé une de grande taille, FIG. 6, *A*, de forme semi-lunaire, multipolaire et dont les bras protoplasmiques ascendants se ramifient dans toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, sans montrer de tendance à se disposer en plexus horizontaux.

Dans la FIG. 6, *B*, nous représentons une autre cellule que l'on pourrait ranger dans ce groupe ; cependant nous avons observé que la plupart de ses branches protoplasmiques se ramifiaient dans le cinquième étage, et que quelques-unes seulement semblaient se terminer dans le premier. Ces corpuscules ressemblent, par leur forme en fuseau, à ceux que nous avons observés dans le cinquième étage de la zone plexiforme des téléostéens et des mammifères.

Cellules ganglionnaires autochthones de la zone plexiforme interne. Nous avons réussi à colorer certains éléments de forme ovoïde, FIG. 4, *j*, ou mitrale, dont les expansions ascendantes s'arborisent dans le premier étage. Du pôle inférieur du corps émane un prolongement nerveux, descendant jusqu'à la zone des fibres du nerf optique. Il est certain qu'il s'agit là, non d'une cellule amacrine de la zone plexiforme, comme celles que l'on observe dans la rétine des mammifères, mais d'un corpuscule ganglionnaire déplacé, appartenant à la catégorie de ceux dont les branches protoplasmiques constituent un seul plexus horizontal.

Dans les descriptions que nous avons faites des cellules amacrines et ganglionnaires, nous avons supposé l'existence de cinq étages ou plans

d'arborisation dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne. Cette division en cinq plexus n'est pas absolue ; on voit parfois dans l'espace intermédiaire au quatrième et au cinquième étage (espace fort large chez les reptiles), et même entre le deuxième et le troisième étage, des arborisations protoplasmiques ganglionnaires et des cellules amacrines qui semblent y constituer deux autres plexus plus ou moins bien caractérisés. Nos cinq plexus correspondent donc à ceux dont l'imprégnation et l'étude sont relativement faciles, à cause peut-être de leur grand développement et du nombre considérable des arborisations qu'ils reçoivent. En outre, ils nous semblent s'étendre à toute la rétine, tandis que les plexus intercalaires s'observent seulement dans les endroits où cette membrane atteint son *maximum* d'épaisseur.

Couche des fibres du nerf optique.

En colorant la rétine par le bleu de méthylène, on constate que les fibres de cette couche sont disposées en faisceaux divergents, séparés par les prolongements descendants des cellules de Müller ou des cellules épithéliales. Chaque faisceau contient deux ou trois fibres épaisses et un nombre considérable de fibres fines.

Chez les jeunes lézards, nous avons parfois remarqué quelques fibrilles collatérales ascendantes qui, en gagnant la partie inférieure de la couche plexiforme interne, semblent se ramifier et se terminer librement, fig. 7, *t*. Nous ne saurions déterminer l'espèce de fibres nerveuses auxquelles se rattachent ces collatérales, ni la signification d'un fait que nous n'avons jamais pu constater chez les animaux adultes, ni chez les vertébrés supérieurs.

Cellules épithéliales.

Sauf quelques détails peu importants, ces cellules ressemblent absolument à celles de la rétine des oiseaux, fig. 3, Pl. VI. Elles en diffèrent seulement en ce que le panache descendant, surgissant du corps de la fibre de Müller au niveau des cellules amacrines, est beaucoup moins riche en fibrilles; on en compte seulement 4 à 8, tandis que chez les oiseaux il y en a de 20 à 30. A leur passage par la zone plexiforme interne, ces fibrilles émettent des collatérales courtes, variqueuses et ayant l'aspect d'un duvet frisé. Ces excroissances cotonneuses disparaissent au niveau des étages principaux, ou tout au moins leur nombre y diminue considérablement, tandis qu'il augmente, au contraire, dans le voisinage de ces étages.

Les divisions de la partie inférieure des fibres de MÜLLER, chez les reptiles et les oiseaux, ont été déjà mentionnées par quelques histologistes, notamment par SCHIEFFERDECKER (1); mais tous les détails des cellules épithéliales ne deviennent apparents que par l'imprégnation au chromate d'argent.

En étudiant le nerf optique à l'aide de ce dernier réactif, on constate, entre les faisceaux de ce nerf, la présence d'un grand nombre de cellules névrogliques étoilées, très semblables à celles de la grenouille. En revanche, nous n'en avons pas observé dans la zone des fibres optiques de la rétine.

IV.

Rétine des oiseaux.

Il y a quelques années, nous avons déjà fait une communication sur ce sujet, et exposé les résultats que l'on obtient en traitant la rétine de diverses espèces d'oiseaux par la méthode rapide de GOLGI (2). Aussi avons-nous l'intention d'être très bref sur ce sujet dans le mémoire actuel; nous nous bornerons à appeler l'attention sur quelques faits nouveaux, ou sur ceux qui, quoique déjà connus, nous ont paru devoir être interprétés autrement. Nos recherches récentes ont porté de préférence sur les gallinacés.

Couche des cellules visuelles

Ainsi que cela arrive chez les autres vertébrés, nous avons observé chez les oiseaux que les segments internes des cônes et des bâtonnets se colorent plus facilement par le chromate d'argent que les segments externes; néanmoins on trouve quelquefois des cellules visuelles complétement imprégnées.

Dans les préparations bien réussies, on reconnaît qu'il existe, comme l'a noté HOFFMANN, deux espèces de cônes : les uns très renflés au niveau de leur article interne, les autres grêles et à peine distincts des bâtonnets.

Ainsi que l'ont fait connaître les intéressantes observations de MAX SCHULTZE, les oiseaux diurnes possèdent un nombre très restreint de bâtonnets, tandis que les oiseaux nocturnes en sont abondamment pourvus. Cependant les oiseaux nocturnes ne sont pas dépourvus de cônes, bien qu'on ne les trouve chez eux qu'en petit nombre.

---

(1) SCHIEFFERDECKER : *Studien zur vergleichenden Histologie der Retina*; Arch. f. mikros. Anat., Bd. XXVIII.

(2) CAJAL : *Anatomischer Anzeiger*, 4, 1889.

Quant aux boules colorées des cônes, si bien étudiées par SCHULTZE (1), SCHWALBE (2), KRAUSE (3), DOBROWSKY (4), HOFFMANN (5), BEAUREGARD (6), etc., elles ne sont pas révélées par le chromate d'argent, qui les imprègne en noir comme le reste du protoplasma des cellules visuelles. Sur les cônes non colorés, l'acide osmique du mélange osmio-bichromique colore les boules en noir gris.

Couche des corps des cellules visuelles

Cette couche contient quatre espèces de grains ou de corps de cellules visuelles : les corps des bâtonnets, des cônes droits, des cônes obliques et des cônes jumeaux.

a) *Le corps des bâtonnets* siège généralement dans la moitié inférieure de la zone des grains externes ; de ses pôles partent un prolongement ascendant et un prolongement descendant, tous deux remarquablement gros. Ce dernier, très court, s'élargit progressivement et se termine par une surface aplatie dont le contour émet des filaments fins et horizontaux, s'étalant sur le plan ou étage externe de la zone plexiforme externe, FIG. 6, PL. IV, *c*.

Chez les passereaux (moineau, verdier, pinson, etc.), les filaments basilaires, après un cours presque horizontal au niveau du plan supérieur de la zone mentionnée, descendent obliquement, et se ramifient dans le voisinage de la couche des cellules horizontales. Ces ramilles finales s'étalent sur une surface assez considérable de la zone plexiforme, tandis que celles qui partent des cônes sont très courtes et peu ramifiées, FIG. 9, *a*, PL. IV.

b) *Le corps des cônes droits* réside, chez les gallinacés, immédiatement en dessous de la membrane limitante ; il est ovoïde et possède une fibre descendante délicate, se terminant, dans l'étage moyen de la zone plexiforme externe, par un renflement conique, à base inférieure garnie de filaments rayonnants horizontaux, FIG. 6, PL. IV, *b*. On observe parfois

(1) M. SCHULTZE : *Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. III.

(2) SCHWALBE : *Mikroskopische Anatomie der Sehnerven und der Netzhaut, etc.*; Handbuch d. gesamt. Augenheilk. de von Graef u. Saemisch.

(3) KRAUSE : *Die Membrana fenestrata der Retina*; Arch. f. Anat. u. Physiol., 1871.

(4) DOBROWSKY : *Zur Anatomie der Retina*; Arch. f. Anat. u. Physiol., 1871.

(5) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; — III. *Vogel*; Niederländisches Arch. für Zoologie; Bd. III, Heft 3, 1877.

(6) BEAUREGARD : *Contribution à l'étude du rouge rétinien*; Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, etc., 1879.

quelques renflements terminaux de cônes siégeant à la limite supérieure de la couche plexiforme; mais les fibrilles qui en émanent, après être descendues réunies en faisceau, s'étalent dans l'étage moyen, FIG. 8, PL. IV, *h*, de même que celle des autres cônes droits.

Chez les passereaux (verdiers, etc.), les renflements des cônes droits se disposent dans deux plans de la zone plexiforme externe, FIG. 9, *b*, *c*, PL. IV. Les fibrilles basilaires, provenant des pieds terminaux, sont courtes, horizontales et parfois un peu récurrentes.

La FIG. 4, PL. IV, *a*, *b*, montre deux renflements basilaires, l'un d'un cône droit, *a*, l'autre d'un bâtonnet, *b*, appartenant à la rétine de la poule. On y observe que les filaments basilaires sont flexueux, peu ramifiés et terminés par une extrémité tantôt épaisse, tantôt simplement arrondie.

c) *Les corps des cônes obliques* diffèrent de ceux des cônes droits par la direction et la terminaison de leur fibre descendante. Celle-ci possède une grande longueur et s'incline progressivement jusqu'à devenir, au niveau de la zone plexiforme, presque complétement horizontale. Le renflement basilaire offre aussi une direction oblique ou même horizontale; il atteint le plan ou l'étage le plus profond (étage interne) de la zone plexiforme, où il donne naissance à de fins rameaux s'entrecroisant avec ceux qui émanent des renflements voisins. Des ramilles collatérales terminées de la même manière partent souvent du trajet même de la fibre descendante du cône, mais du côté convexe de celle-ci, FIG. 8, *c*, et 6, *e*, PL. IV.

C'est sur la rétine du coq d'Inde, que nous avons trouvé les fibres descendantes obliques les plus longues, FIG. 6, *e*. On en remarque souvent qui traversent obliquement la zone plexiforme sur une étendue supérieure à 0,08 de millimètre, fournissant pendant leur trajet horizontal quatre ou six fibrilles collatérales qui se ramifient dans le voisinage de la dite zone.

Finalement, on aperçoit des cônes obliques dont le renflement terminal siège au-delà de la zone plexiforme externe, c'est-à-dire en pleine couche des cellules horizontales, en y formant une excroissance arrondie ou cuboïde, FIG. 8, *d*, PL. IV. Il est intéressant de noter que les filaments basilaires partent du haut de cette excroissance et s'épanouissent au même niveau que ceux qui proviennent des autres cônes obliques, c'est-à-dire dans le plan interne de la zone plexiforme.

d) *Les cônes jumeaux* se colorent parfois avec une grande netteté. On observe qu'ils sont en contact, mais indépendants, ainsi que l'ont fait remarquer plusieurs histologistes. Quant aux grains associés, ils sont d'une

dimension inégale, et on constate que le plus volumineux présente une fossette dans laquelle l'autre se trouve en partie logé. Les deux fibres descendantes n'ont pas la même longueur, particularité que nous avons déjà rencontrée chez les reptiles. L'une, qui provient d'ordinaire du grain le plus volumineux, descend jusqu'au plan le plus inférieur de la zone plexiforme externe et y forme un renflement volumineux, tandis que l'autre reste dans le plan moyen ou même dans le plan supérieur de cette zone. Les renflements basilaires de ces cônes émettent des filaments délicats, s'arrangeant sur les plexus correspondants de la couche plexiforme, FIG. 6, *d*, et FIG. 8, *f*, PL. IV.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, les cônes obliques constituent une disposition générale chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux. Il en est de même des cônes jumeaux.

Les cônes obliques représentent-ils des cellules visuelles, physiologiquement différentes des cônes droits, ou plutôt une disposition topographique ayant pour objet la multiplication des surfaces de contact avec les cellules bipolaires, sans perte de l'individualité des courants qu'ils amènent?

Il est impossible de répondre à ces questions, si ce n'est par des conjectures. Toutefois il y a un fait qui semble militer en faveur de la spécificité fonctionnelle des cônes obliques. On observe que, dans la rétine de la grenouille, les grains obliques se continuent presque tous avec certains bâtonnets spéciaux, de couleur verte (bâtonnets en massue de SCHWALBE), tout à fait différents des cônes et des bâtonnets ordinaires, dont la couleur est rouge. En supposant aux grains obliques des reptiles et des oiseaux, une spécificité dynamique semblable, on pourrait admettre que, chez ces animaux, les dits cônes obliques se continuent avec des segments visuels (cônes proprement dits), portant des boules d'une couleur spéciale ou ayant quelque particularité structurale encore ignorée.

La même obscurité entoure le problème, non moins intéressant, de la signification physiologique des cônes jumeaux. Tout ce qu'on peut affirmer à cet égard, c'est l'individualité fonctionnelle de chaque cône associé, comme le prouve le fait suivant. Chaque fibre descendante étale ses filaments basilaires sur des plexus distincts de la zone plexiforme, entrant en relation vraisemblablement avec des cellules bipolaires diverses. On pourrait même attribuer à chaque cône associé une sensibilité lumineuse un peu différente, car MM. SCHULTZE (1) et HOFFMANN (2) ont signalé, il y a

(1) SCHULTZE : Arch. f. mikros. Anat., Bd. III, 1867.

(2) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina; III. Ueber den Bau der Retina bei den Vogel*; Niederländisches Archiv f. Zoologie, 1877, Bd. III, H. 3.

longtemps, dans le plus petit des deux cônes (cône accessoire), l'existence d'une boule colorée de nuance différente de celle du cône principal.

Nous n'avons guère trouvé dans la rétine des oiseaux des cellules bipolaires déplacées (*basales externes* de Ranvier, *cellules compensatrices* de Krause). Nous croyons qu'elles font complétement défaut, car il est impossible d'en observer sur les coupes de la rétine colorées par les carmins ou les anilines. Du reste, c'est aussi l'avis de Schiefferdecker.

Nous mentionnerons, en terminant l'étude de la couche des corps des cellules visuelles, un fait que nous avons déjà signalé dans un autre travail et dont nous avons eu l'occasion de constater l'exactitude par de nouvelles recherches : les bâtonnets des oiseaux nocturnes (chevêche, hibou, etc.) présentent à peu près la forme et la disposition de ceux des mammifères, et ils se terminent, comme eux, dans la portion externe de la zone plexiforme, au moyen d'une nodosité dépourvue de filaments basilaires (1). Les sphères terminales sont reçues en bas par les panaches de certaines cellules bipolaires; tandis que les cônes, dont le pied manifeste la disposition générale, descendent plus bas que les bâtonnets et se mettent spécialement en contact avec d'autres bipolaires à panache aplati situé plus profondément.

Couche plexiforme externe.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, la zone plexiforme externe, chez les gallinacés, se compose de trois étages ou plexus concentriques : l'*étage externe* est formé par les fibrilles basilaires des bâtonnets et par les panaches de certaines bipolaires; l'*étage moyen* ou intermédiaire est constitué par les expansions des cônes droits et les arborisations ascendantes d'une autre espèce de bipolaires; l'*étage interne* se compose des fibrilles émanées des cônes obliques et des panaches supérieurs naissant de certaines autres bipolaires. Mentionnons encore les expansions protoplasmiques ascendantes des cellules horizontales, qui semblent embrasser les trois étages de la zone plexiforme externe, ainsi que les arborisations finales des cylindre-axes appartenant à ces mêmes éléments; on pourra alors se faire une idée de l'extrême complexité de la zone plexiforme externe chez les oiseaux. Nous croyons cependant que ce plan de construction peut subir quelques modifications chez les diverses espèces d'oiseaux, surtout chez ceux de petite taille.

(1) Loc. cit., p. 358.

Couche des cellules horizontales

Cellules en brosse, FIG. 6, *h*, PL. IV. Nous avons déjà signalé l'existence de ces cellules dans un premier travail sur la rétine des oiseaux. Leurs expansions protoplasmiques sont courtes et très abondantes; elles constituent, en montant à travers la zone plexiforme, une espèce de brosse serrée, dont les filaments atteignent la portion la plus haute de cette couche. Très souvent on peut observer que ces filaments s'arrangent en faisceaux ménageant deux ou trois loges dans lesquelles se placent les pieds des cônes droits, FIG. 6, *h*, et FIG. 8, *i*.

Le cylindre-axe de ces éléments s'étend horizontalement au-dessous de la zone plexiforme et à une distance variant de 30 à 40 centièmes de millimètres; il s'épanouit en une arborisation épaisse et aplatie, dont les rameaux offrent l'aspect d'épines divergentes, FIG. 5, *c*. Sur les vues de profil, FIG. 6, *j*, ces arborisations ressemblent à des plaques terminales, dont les contours se prolongent sous la forme d'épines un peu ascendantes. Bien que nous ne puissions encore l'assurer, nous croyons avoir observé que ces plaques arborisées s'étalent immédiatement en dessous des pieds des cônes droits.

Cellules étoilées horizontales, FIG. 8, *j*, FIG. 6, *f*. Outre les cellules précédemment décrites, on trouve quelques éléments aplatis, étoilés, à prolongements moins serrés et plus longs, se terminant librement dans la portion la plus élevée de la zone plexiforme externe. Le cylindre-axe, d'abord gros et descendant, devient ensuite horizontal, s'amincit successivement et parcourt une grande étendue en dessous de la zone mentionnée. Nous ne pouvons rien dire de la façon dont se terminent ces prolongements nerveux, nos observations étant encore insuffisantes. Dans la FIG. 7, *a*, PL. IV, nous avons représenté deux cellules étoilées vues de plan, telles qu'elles se montrent sur les coupes horizontales de la rétine de la poule. On y pourra remarquer que le cylindre-axe n'émet aucune collatérale.

Couche des cellules bipolaires.

Nous avons à peine à ajouter quelques détails à notre description de l'*Anatomischer Anzeiger* (1889), ainsi qu'à celle de DOGIEL (1888).

Les cellules bipolaires semblent pouvoir se classer en deux groupes : 1° les *bipolaires externes* placées en dessous de la couche plexiforme externe; et 2° les *bipolaires internes ou grêles* qui occupent tout le reste de la couche des bipolaires.

Le panache ascendant des bipolaires externes est très riche, étendu et dépourvu (probablement) de massue de LANDOLT; tandis que le panache correspondant des bipolaires minces ou internes naît de l'extrémité d'une tige ascendante, au lieu de provenir, comme dans les cellules précédentes, du corps cellulaire même, et se compose d'un nombre restreint de fibrilles horizontales arrangées sur l'un des trois étages de la zone plexiforme externe. Une de ces fibres se prolonge avec une massue de LANDOLT, FIG. 8, PL. IV, *o*, *p*.

Le prolongement inférieur des bipolaires minces émet souvent des arborisations collatérales au niveau des divers étages de la zone plexiforme interne, et il se termine par une ramification variqueuse, parfois décomposée en deux arborisations très voisines, FIG. 8, *s*, *t*. La plupart des prolongements descendants étalent leurs arborisations terminales dans l'intervalle qui sépare le quatrième du cinquième étage.

Quant à la terminaison du prolongement descendant des bipolaires grosses ou externes, FIG. 8, *n*, elle semble avoir lieu, de préférence, dans le cinquième étage; cependant le nombre de fois que nous avons réussi à imprégner cette arborisation terminale est si restreint que nous ne saurions nous prononcer définitivement sur ce fait.

Couche des cellules amacrines.

Les cellules de cette zone sont presque identiques à celles des reptiles. D'abord on distingue les cellules nerveuses mitrales, fort bien décrites par DOGIEL, et les cellules amacrines proprement dites. Nous allons ajouter quelques détails concernant ces dernières.

Les cellules amacrines des oiseaux forment sur la couche plexiforme interne cinq plexus principaux de ramifications superposées. Cependant, dans certaines régions de la rétine, on en trouve un plus grand nombre, six ou sept. On peut, par suite, classer ces éléments par le numéro d'ordre des étages où ils envoient leurs arborisations, sauf les amacrines non stratifiées ou diffuses, qui doivent figurer en un groupe différent.

Amacrines diffuses, FIG. 8, PL. IV, *C*, *L*. Ce sont de petits éléments piriformes, siégeant dans la région supérieure des cellules amacrines. Leur tige descendante, une fois parvenue dans la zone plexiforme, se décompose en un panache de branches descendantes, variqueuses et délicates qui se terminent par des extrémités arrondies. Souvent, pendant leur cours descendant, ces ramilles se ramifient et donnent naissance à des appendices courts,

très variqueux et flexueux, qui, dans certains éléments, FIG. 8, *L*, partent de préférence au niveau des étages de la zone plexiforme. Cette particularité donne à quelques corpuscules de cette espèce un aspect polystratifié.

Lorsque nous observâmes pour la première fois ces éléments, notre attention fut surtout attirée par l'extrême ténuité et le nombre considérable de leurs filaments descendants, qui sont tout à fait analogues aux appendices des cellules en araignée. C'est pourquoi nous leur avons donné la désignation de *spongioblastes névrogliformes*, soupçonnant qu'ils étaient une variété de cellules de névroglie. Mais, ayant depuis observé ces corpuscules dans toute la série des vertébrés, et les ayant étudiés d'une façon très minutieuse, nous n'hésitons pas à les considérer comme formant une variété de cellules amacrines, différant des autres par l'absence d'arborisation stratifiée, ou par l'incomplète stratification de leurs branches descendantes.

a) *Amacrines du premier étage.* Nous en avons trouvé deux espèces : 1° de petites cellules semi-lunaires dont le contour émet des expansions grêles, droites, horizontales et d'une grande longueur, FIG. 8, *A*, *B*; 2° des cellules plus volumineuses, également semi-lunaires, dont les branches divergentes possèdent une épaisseur plus considérable que les précédentes, FIG. 8, *C*. Les ramilles de ces deux espèces de cellules s'étendent en rayonnant sur la face extérieure de la zone plexiforme interne, et y forment un plexus d'une richesse extraordinaire. Quelques-uns des filaments constitutifs de ce treillis compliqué peuvent être suivis sur une longueur de près d'un millimètre; on constate qu'ils conservent pendant un si long trajet leur individualité et un diamètre à peu près constant.

b) *Cellules amacrines du deuxième étage.* Nous n'avons rencontré que deux types de ces cellules, déjà décrites chez les reptiles : 1° *des cellules petites*, à tige descendante mince, fournissant dans le deuxième étage, une petite arborisation serrée, à fibres courtes et variqueuses, FIG. 8, *D*; 2° *des cellules piriformes* plus volumineuses, pourvues d'une tige descendante qui, sur l'étage mentionné, se décompose en une magnifique arborisation aplatie, étoilée, dont les filaments fins et droits sont d'une grande longueur, FIG. 8, *E*.

c) *Cellules amacrines du troisième étage.* Ce sont des cellules à peu près semblables à celles des reptiles. On en trouve deux espèces : des corpuscules géants piriformes, dont la tige inférieure très robuste constitue une arborisation aplatie, à branches épaisses, âpres et peu nombreuses,

FIG. 8, *M*; des corpuscules de taille moyenne, monopolaires ou multipolaires, dont la ramification terminale possède des branches flexueuses, variqueuses et de longueur restreinte, FIG. 8, *K*.

Il est très probable aussi qu'il existe dans le troisième étage des amacrines à ramification filamenteuse et rayonnante, car ces éléments se trouvent chez les reptiles, les batraciens et les mammifères.

d) *Amacrines du quatrième étage.* On y observe les deux espèces tant de fois citées : 1° des cellules piriformes à arborisation lâche, flexueuse et peu étendue, FIG. 8, *J*; 2° des cellules à tige fine et droite, se résolvant en une magnifique étoile de branches rectilignes, délicates et très longues, FIG. 8, *N*.

e) *Amacrines du cinquième étage.* On trouve parmi elles les deux mêmes types que dans l'étage antérieur : le type à arborisation étoilée, FIG. 8, *i*; et le type à arborisation courte et flexueuse.

Couche des cellules ganglionnaires

Cellules monostratifiées. Voici les types que nous avons aperçus le plus souvent dans la rétine de la poule.

1° Des cellules piriformes, géantes, produisant au niveau du premier étage une arborisation aplatie, très flexueuse, FIG. 1, PL. V, *A*.

2° Des cellules piriformes, de dimensions moyennes, constituant une arborisation variqueuse sur le deuxième étage, FIG. 1, PL. V, *B*.

3° Des cellules multipolaires, de taille moyenne, formant une arborisation fine dans le deuxième étage, FIG. 1, *D*, PL. V.

4° Des cellules, petites et piriformes, dont l'arborisation granuleuse, extrêmement serrée s'étale sur le quatrième étage, FIG. 1, *C*. Ces cellules, les plus petites parmi les éléments ganglionnaires, correspondent aux éléments monostratifiés du quatrième étage chez les poissons, les reptiles, les batraciens et les mammifères.

Cellules polystratifiées. Les corpuscules que nous avons trouvés le plus souvent sont les suivants :

1° Des cellules multipolaires, qui fournissent des plexus horizontaux à trois étages : le deuxième, le troisième et le quatrième, FIG. 1, PL. V, *G*. Nous ne décrirons pas en détail ces éléments, car ils sont entièrement semblables à ceux des mêmes étages chez les reptiles; le lecteur voudra bien comparer la PL. V, FIG. 1, *G*, avec la PL. III, FIG. 6, *C* et *H*.

2° Des cellules multipolaires de dimensions moindres. Elles produisent deux plexus horizontaux : l'un à branches épaisses pour la portion externe du cinquième étage, l'autre à rameaux fins pour le troisième, FIG. 1, PL. V, *E*. On trouve chez les reptiles des corpuscules quelque peu semblables aux précédents, quoique à ramilles plus délicates, FIG. 6, *E*, PL. III.

3° Des cellules, petites et multipolaires, constituant trois plexus : un pour le cinquième étage, un autre pour le quatrième, et, enfin, un pour le deuxième, FIG. 1, PL. V.

Outre les cellules ganglionnaires mentionnées ci-dessus, il est probable qu'il en existe d'autres que l'on arriverait peut-être à déceler en multipliant suffisamment les essais d'imprégnation. Chez les passereaux (moineau, verdier, pinson, linotte, etc.), outre les cinq plexus principaux de la zone plexiforme interne, on en trouve deux surnuméraires : l'un en dessous du quatrième et l'autre entre le troisième et le deuxième. Chez les gallinacés, nous n'avons pas encore réussi à imprégner ces plexus accessoires.

Couche des fibres du nerf optique.

Nous avons constaté dans cette couche l'exactitude de nos observations antérieures, c'est-à-dire l'existence de certaines fibres épaisses qui, venant du nerf optique, traversent la couche plexiforme interne et montent jusqu'au niveau des cellules amacrines, où elles se terminent par des branches épaisses, fort variqueuses et tout à fait libres, FIG. 1, PL. V, *a*, *b*, *d*. Comme les appendices terminaux ne sortent guère des limites de la couche des cellules amacrines (spongioblastes), il semble très probable que ces fibres centrifuges — dont l'existence a été aussi soupçonnée par MONAKOW (1), en se basant sur des expériences d'anatomie pathologique — servent à transmettre quelque action amenée des centres optiques aux cellules amacrines.

Cellules épithéliales.

Dans la FIG. 4, PL. VI, nous avons reproduit deux éléments épithéliaux de la rétine de la poule ; on y observe qu'ils sont très semblables à ceux des reptiles et n'en diffèrent que par la ténuité plus notable et le nombre plus considérable des filaments du panache descendant. De plus, ces filaments, au niveau de la zone plexiforme interne, sont presque lisses ; ils ne possèdent que de très petites excroissances ou épines, s'incurvent et deviennent plus

(1) MONAKOW : *Experimentelle und pathologisch anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen* ; Arch. f. Psych., XX, 3, 1889.

épais dans la zone des cellules ganglionnaires. Sauf les cellules amacrines qui sont très incomplétement protégées, les autres éléments des couches des grains sont entourés par les cellules épithéliales qui forment des loges autour d'eux.

V.

Rétine des mammifères.

La rétine des mammifères se rattache intimement à celle des vertébrés inférieurs. Même les modifications qu'on pouvait considérer, après un examen peu approfondi, comme particulières à l'homme et aux mammifères, telles que la ténuité et le nombre extraordinaire des bâtonnets, la terminaison inférieure de ceux-ci par une sphérule sans filaments basilaires, l'étendue relativement considérable de la couche des grains externes, etc., tous ces caractères se retrouvent à peu près avec les mêmes détails chez les oiseaux nocturnes et les téléostéens.

Nous ne passerons pas ici en revue les nombreux travaux dont la rétine des mammifères a été l'objet; nous citerons seulement les plus récents, tels que ceux de SCHIEFFERDECKER (1), BORYSIEKIEWICZ (2), KUHNT (3), LENOX (4), TARTUFERI (5) et DOGIEL (6), sans oublier les deux ouvrages classiques d'ensemble de SCHWALBE (7) et de RANVIER (8). Nous avons nous même publié une communication préliminaire sur le même sujet (9), indépendamment du résumé que l'on trouve dans notre *Manual de Histologia normal* (1889). Nous devons aussi mentionner deux notes préliminaires sur la rétine des mammifères, l'une de E. BAQUIS (10), l'autre de W. KRAUSE (11).

Les importantes recherches de TARTUFERI et de DOGIEL concernant la morphologie des éléments rétiniens des mammifères n'ont été encore

(1) SCHIEEFERDECKER : Loc cit.

(2) BORYSIEKIEWICZ : Loc cit.

(3) KUHNT : *Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut*; Jenaische Zeitschrift, Bd XXIV, H. 1, 1889.

(4) LENOX : Graefe's Archiv f. Ophthalmol., XXXII, H. 1.

(5) TARTUFERI : Loc cit

(6) DOGIEL : *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen*; Archiv f mikr. Anat, Bd. 38, 1891.

(7) SCHWALBE : *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane*; Erlangen, 1887.

(8) RANVIER : *Traité technique d'histologie*; 1875 à 1882.

(9) RAMON Y CAJAL : *Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos*; Gaz. sanitaria, 10 Diciembre, 1891.

(10) E. BAQUIS : *Sulla retina della faina;* Anat. Anz., n. 13 et 14, 1890.

(11) W. KRAUSE : *Die Retina*; Intern. Monatsch f Anat. u. Physiol., Bd. VIII, H. 9 u. 10, 1891.

confirmées qu'en très petite partie par le court aperçu sur la rétine de la martre d'Elia Baquis. Il est, par conséquent, nécessaire de soumettre les assertions de ces savants à un travail de contrôle, en combinant les deux méthodes de recherches employées par eux, de façon à compléter et corriger réciproquement les résultats obtenus par le bleu de méthylène et par le chromate d'argent.

Telle est la tâche que nous nous sommes imposée en étudiant successivement la rétine du chien, du chat, du cochon, de la souris, du mouton, du cheval et du bœuf. Remarquons d'abord que, chez tous ces animaux, la rétine présente une structure à peu près identique; aussi notre description se rapportera-t-elle indistinctement à tous ces animaux. Les différences observées portent seulement sur l'épaisseur relative des zones rétiniennes et sur le volume quelque peu différent des éléments; la structure de chaque couche et la morphologie de chaque cellule sont absolument constantes.

Couche des cellules visuelles.

Nos recherches ne font que confirmer les descriptions classiques. Ainsi que l'a noté Tartuferi, on observe que le chromate d'argent a une action colorante plus énergique sur le segment interne des bâtonnets et des cônes.

Couche des corps des cellules visuelles.

Nous n'avons presque rien à ajouter aux descriptions des auteurs, notamment à celle de Tartuferi, basée sur les révélations de la méthode de Golgi. On voit dans nos préparations que la fibre du cône est épaisse, presque rectiligne, qu'elle porte le noyau en dessous de la membrane limitante externe, et se termine inférieurement par un cône garni de filaments rayonnants, fig. 2, Pl. V, *a*.

Les fibres des bâtonnets sont très fines, flexueuses et variqueuses; leur noyau, comme on le sait, siège à des hauteurs diverses entre la zone limitante et la couche plexiforme externe; il est ovale ou polyédrique, et la couche de protoplasme qui l'entoure possède une minceur extraordinaire.

La fibre du bâtonnet se termine, au niveau de la portion la plus externe de la zone plexiforme, par une éminence tantôt sphérique, tantôt ovalaire et complétement libre. C'est un fait commun à tous les animaux chez lesquels on observe des bâtonnets très fins et, en même temps, une couche fort épaisse de grains externes, fig. 2, Pl. V, *b*.

La terminaison libre du grain ou pied inférieur des fibres des bâtonnets est souvent très nette sur les coupes colorées par les carmins ou l'hématoxyline. M. Schultze lui-même, dans ses travaux sur la rétine,

figure ces grains comme des boules indépendantes (1). Malheureusement, les préjugés concernant la continuation des cellules visuelles avec des fibres qui proviennent du nerf optique et s'étalent sur la zone plexiforme externe empêchèrent cet illustre anatomiste d'admettre ce qu'il avait su observer et dessiner. C'est là un éloquent exemple de l'influence fâcheuse que le parti pris exerce, même sur les observateurs les plus sagaces et les plus calmes.

Cette influence s'est également fait sentir sur des histologistes aussi distingués que MM. Tartuferi et E. Baquis, dont les méthodes d'analyse leur permettaient cependant de trancher définitivement la question. On voit dans la planche annexée au travail de M. Tartuferi des bâtonnets terminés inférieurement par des sphères libres; mais l'on en trouve aussi plusieurs autres reliés, au moyen de fibres très délicates, au plexus sous-jacent de la zone plexiforme. Et cependant, dans le texte, ce savant fait abstraction des images si nettes offertes à son observation et affirme que « essa (la fibre « du bâtonnet) termina in correspondenza della superficie externa dello « strato reticolare externe e nel punto ove si connette con une fibrilla della « rete sottoepiteliale presenta spesso una varicosita. » On voit par ce passage que Tartuferi considère la sphère terminale tout simplement comme une varicosité placée sur le trajet d'une fibrille anastomosée avec le réseau de la zone réticulaire externe; c'est, en tout cas, ce qui résulte de l'examen de la planche citée.

Dans notre premier travail sur la rétine (2), nous avons déjà montré que cette hypothèse manque de fondement. En parlant des fibres des bâtonnets chez les oiseaux nocturnes, nous disions : « chez les oiseaux « nocturnes, les bâtonnets offrent une grande minceur et une terminaison « inférieure libre sous la forme d'une nodosité ronde et très petite, de « même que les bâtonnets des mammifères. » Dans notre récent mémoire sur la rétine des mammifères, nous avons défendu aussi catégoriquement cette doctrine, dont l'importance pour la théorie générale des connexions des éléments nerveux n'échappera à personne. Aujourd'hui, après avoir examiné près de deux cents préparations très réussies de la rétine du chien, du cochon, du bœuf, etc., nous nous sommes de plus en plus confirmé dans notre première opinion.

---

(1) M. Schultze : Arch. f. mikros. Anat., 1865, Bd 2, et Handbuch von Stricker, p. 992. —Voir la figure classique des cônes et bâtonnets dessinée par ce savant, et que plusieurs auteurs ont reproduite (Schwalbe, Todlt, Frey, etc.). D'ailleurs, la discontinuité des cellules visuelles au niveau de la couche plexiforme externe, a été déjà défendue par Hannover. Voir : *La rétine de l'homme et des vertébrés;* Paris, 1876, p. 164 et suivantes.

(2) Anatomischer Anzeiger, n° 4, 1889.

Dogiel, dans sa brochure sur la rétine de l'homme (1), semble avoir une opinion favorable à l'hypothèse de l'indépendance des cellules visuelles, car il dit : „ Obgleich ich eine grosse Zahl von Präparaten mit sehr vollständiger Färbung der nervösen Elemente der Retina sorgfältig durchmusterte, gelang es mir dennoch keinmal den directen Zusammenhang zwischen den Füssen der Neuroepithelzellen und den Ausläufern der Zellenelemente des *Gangl. retinæ* zu bemerken. - Dans les planches de son ouvrage, cet histologiste représente aussi tout à fait libres les sphérules des bâtonnets. Mais, malheureusement, dans un travail tout récent (2), il semble être moins affirmatif, car il dit avoir vu sortir de ces renflements une ou deux fibres très délicates, qui s'engagent dans la zone plexiforme sous-jacente.

Connexions des bâtonnets et des cônes. La couche plexiforme externe est divisée chez les mammifères en deux étages bien distincts : l'*externe* ou celui des boutons optiques, l'*interne* ou celui des fibres horizontales.

a) *Étage externe.* C'est une zone mal limitée dont l'aspect granuleux a déjà frappé les histologistes. Elle est formée par la réunion de deux espèces de fibres : les filaments et les sphérules terminales des bâtonnets d'une part, les expansions fines et ascendantes du panache de certaines cellules bipolaires (bipolaires en relation avec les bâtonnets ou destinées aux bâtonnets) d'autre part. La connexion s'établit par contact entre ces deux espèces d'éléments, de telle façon que les sphérules mentionnées sont reçues dans les angles ou échancrures arrondies du panache des bipolaires, fig. 2, Pl. V, *c*.

Quelquefois, on voit des boutons terminaux des bâtonnets descendre jusqu'au deuxième étage de la zone plexiforme, et s'y mettre en connexion avec les grosses branches du panache des bipolaires *destinées aux bâtonnets* et, peut-être aussi, avec les prolongements des cellules horizontales; mais cette disposition est très rare et difficile à observer.

b) *Étage interne.* Il se compose de deux plans principaux : le plan supérieur résultant de la réunion, à peu près à la même hauteur, des pieds ou des renflements basilaires des cônes, et de l'entrecroisement, en un plexus horizontal et mince, de leurs filaments rayonnants ; le plan inférieur qui se

(1) Dogiel : *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen*; Arch. f mikros. Anatomie, Bd. XXXVIII, p 320. 1891.

(2) Dogiel : *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen*, 2. Mittheilung; Arch f. mik. Anatomie, XL. Bd. 1. Heft, Juli 1892.

compose d'un plexus horizontal à branches plus fines, dont la plupart proviennent des panaches aplatis de certaines bipolaires que nous avons appelées, pour les distinguer des autres espèces de même nom, *bipolaires destinées aux cônes*. Cette connexion s'effectue également par contact, car les filaments basilaires des cônes, comme les dernières expansions des bipolaires, se terminent toujours librement.

La rangée formée dans le deuxième étage de la zone plexiforme par les renflements terminaux des cônes est, de distance en distance, interrompue pour le passage des panaches ascendants des bipolaires destinées aux bâtonnets. On observe aussi plusieurs fibres terminales ascendantes qui se mêlent dans les deux étages mentionnés; elles proviennent soit des prolongements protoplasmiques des cellules horizontales sous-jacentes, soit des arborisations finales de certains cylindre-axes.

Cellules horizontales externes (*basales externes*). Dans la rétine du bœuf, nous avons parfois trouvé certains éléments de figure ovoïde et de taille restreinte, dont la partie inférieure émettait des branches horizontales qui s'étalaient et se divisaient sur l'étage externe de la zone plexiforme. N'ayant pu constater l'existence d'un filament descendant, peut-être par suite d'une imprégnation incomplète, nous ignorons si ces cellules correspondent aux bipolaires déplacées trouvées chez les mammifères par Dogiel, (*subépithéliales* de cet auteur), ou si elles ne constituent pas plutôt une variété spéciale de cellules horizontales on subréticulaires. Il est à noter que certains de ces éléments offrent souvent, sur le trajet horizontal de leurs expansions, des épines ascendantes, qui sont terminées par une nodosité et pénètrent entre les boutons terminaux des bâtonnets.

Couche des cellules horizontales.

Les cellules horizontales (*cellules basales*, *cellules étoilées* ou *subréticulaires* d'autres auteurs) des mammifères ont été observées, il y a longtemps, chez le veau par Merkel (1) et Kölliker (2), chez le cheval, où il parait qu'elles atteignent un grand développement, par Golgi, Manfredi (3) et

(1) Merkel : *Ueber die menschliche Retina*; Arch. f. Ophthalmol., Bd. 22.

(2) Kölliker : *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*; V Auflage. 1867.

(3) Golgi et Manfredi : *Anotationi istologiche sulla retina del cavallo*; Accad. di med. di Torino, Agosto 2, 1872.

Rivolta (1), chez l'homme par Schwalbe (2) et Dogiel (3), chez le chat par Ranvier (4), chez un grand nombre de vertébrés par W. Krause (5) et Schiefferdecker (6).

L'avis de ces auteurs sur la nature des cellules horizontales est fort différent. Cependant on tend généralement à les considérer comme une variété de corpuscules de soutènement à forme étoilée, et dont les expansions s'anastomoseraient en un réseau concentrique et continu. Toutefois, il y a des auteurs, Rivolta, par exemple, qui préfèrent les considérer comme des cellules ganglionnaires.

On n'est pas non plus d'accord, en ce qui concerne les espèces de ces éléments. D'après Schiefferdecker, il y aurait dans la rétine des mammifères deux variétés de cellules horizontales, les *concentriques intermédiaires* (nos horizontales externes), et les *concentriques internes* (probablement nos horizontales internes). Les *cellules concentriques externes* (nos bipolaires déplacées) n'existeraient pas chez les mammifères.

Tartuferi a également signalé deux espèces de cellules horizontales : 1° les *cellules stellaires ou de grandeur moyenne*, lesquelles siègent transversalement dans la partie la plus externe de la couche des grains internes; 2° les *grosses cellules superficielles*, placées en dessous des précédentes. Elles sont caractérisées par l'épaisseur notable de leurs branches protoplasmiques horizontales, dont quelques-unes, à direction descendante, se perdent dans la zone plexiforme interne, mais surtout par la présence d'une branche à marche horizontale, ayant les propriétés d'un cylindre-axe.

Ces deux espèces d'éléments signalés par Tartuferi représentent pour Dogiel une seule classe de corpuscules (*cellules étoilées grosses et petites*); les différences portent exclusivement sur le volume, mais non sur les propriétés, qui restent les mêmes tant dans les cellules étoilées volumineuses que dans celles à taille restreinte. En effet, d'après Dogiel, ces deux espèces cellulaires sont munies d'expansions protoplasmiques descendantes se ramifiant dans la zone plexiforme interne; toutes deux possèdent un cylindre-axe d'abord horizontal, puis vertical, qui devient ensuite une fibre

(1) Rivolta : *Delle cellule multipolari che formano lo strato intergranuloso o intermedio nella retina del cavallo*; Giorn. di Anat., Fisiol. e Patologia degli animali. 1871, Anno III

(2) Schwalbe : *Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch*; Bd I, 1874.

(3) Dogiel : *Ueber die Retina des Menschen*; Intern. Monatschr f. Anat. u Hist., Bd. I, H 2, 3. 1884.

(4) Ranvier : Loc. cit , sixième fascicule, 1882.

(5) W. Krause : *Allgemeine und mikroskopische Anatomie*; Hannover, 1876.

(6) Schiefferdecker : Loc. cit , p. 362 et suivantes

du nerf optique ; les deux, enfin, se caractérisent par la circonstance que les expansions horizontales pour la zone plexiforme externe se terminent au moyen de panaches à branches courtes, variqueuses et d'aspect granuleux.

Après avoir étudié très attentivement les cellules horizontales des mammifères soit avec la méthode de Dogiel, soit avec celle de Golgi, nous sommes arrivé à la conviction que le savant russe n'a trouvé et décrit dans la rétine humaine qu'une seule espèce de cellules étoilées ou horizontales, correspondant très probablement à celle désignée par Tartuferi sous le nom de *grosse cellule superficiali*. La petite variété de cellules horizontales (*cellule superficiali di grandezza media o cellule stellate* d'après Tartuferi) fait défaut dans le texte et les dessins de Dogiel ; omission d'autant plus étonnante que ces éléments se colorent très facilement par le bleu de méthylène et se présentent toujours dépourvus d'expansions protoplasmiques descendantes, et avec une forme très caractéristique, fig. 9, Pl. VII.

En réalité, dans la rétine de tous les mammifères (chien, chat, lapin, cochon, mouton, bœuf, etc.), on distingue très nettement deux espèces de cellules horizontales : 1° des *cellules horizontales externes*, très aplaties, formant corps avec la même zone plexiforme externe ; 2° des *cellules horizontales internes* très volumineuses, fort saillantes en dedans. Ces dernières comportent une subdivision en cellules avec des expansions protoplasmiques descendantes, et en cellules qui en sont dépourvues.

Cellules horizontales externes (*cellule superficiali di grandezza media de* Tartuferi). Il s'agit d'éléments étoilés, très aplatis et siégeant, ainsi que l'a remarqué Tartuferi, dans la région la plus externe de la zone des grains internes, presque dans le sein même de la couche plexiforme, fig. 3, *A*, Pl. V ; fig. 7 et 10, Pl. VII. On peut noter, eu égard au volume, deux espèces de cellules, bien que les formes intermédiaires n'y manquent pas : des corpuscules à corps petit, oscillant entre 12 et 20 μ, et à peine saillant vers la zone des bipolaires ; et des corpuscules à corps très volumineux, atteignant parfois 40 μ et constituant en dedans une éminence conique ou semi-lunaire très saillante.

Lorsqu'on observe ces cellules, grandes ou petites, sur les coupes horizontales de la rétine, on y constate qu'elles émettent un nombre extraordinaire d'expansions protoplasmiques horizontales, divergentes, variqueuses et ramifiées à plusieurs reprises. Les dernières ramilles ont une grande ténuité, deviennent presque rectilignes et, après un cours souvent très long,

se terminent librement sans émettre ces panaches à ramuscules digitiformes qui sont le propre des prolongements des corpuscules horizontaux internes. Un fait qui caractérise souvent les cellules horizontales externes, c'est la dilatation triangulaire des tiges principales, au niveau des dichotomies.

Le chromate d'argent colore les prolongements protoplasmiques en café plus ou moins pâle, qui paraît dépendre de l'aplatissement vertical que semblent avoir subi toutes ces expansions. Le bleu de méthylène les colore aussi plus faiblement.

Quand on réussit à colorer tous les éléments dans une certaine étendue de la couche plexiforme, on aperçoit qu'ils sont très nombreux, et que leurs branches divergentes, en s'entrecroisant très étroitement et dans toutes les directions, forment un plexus aplati extrêmement riche et serré, FIG. 9, PL. VII. De distance en distance, ce treillis montre des vides plus ou moins arrondis, correspondant aux points de passage des panaches des bipolaires destinés aux bâtonnets et aux bases des pieds des cônes.

Sur les coupes perpendiculaires de la rétine, il est très difficile de se rendre compte de la forme des ramifications protoplasmiques des cellules horizontales externes ; en revanche, on peut constater que du côté supérieur des expansions divergentes, émergent souvent des épines ascendantes qui remontent jusqu'à l'étage des sphérules ou des boutons optiques.

Le cylindre-axe est très difficile à trouver, par suite du nombre et de la délicatesse extraordinaire des expansions protoplasmiques secondaires et tertiaires. Cela explique pourquoi TARTUFERI n'est pas arrivé à le démontrer. Nous l'avons cherché nous-même quelque temps en vain. Cependant, en examinant attentivement des coupes horizontales portant des cellules bien colorées, on aperçoit qu'il existe un prolongement fin, horizontal, provenant d'ordinaire du trajet d'une branche protoplasmique épaisse. C'est là l'expansion nerveuse que nous avons trouvée chez les oiseaux. Après un trajet horizontal et souvent flexueux, ce cylindre-axe finit en se résolvant en quelques branches fines, variqueuses et terminées librement, au niveau de la couche ou étage superficiel de la zone plexiforme. Sur son chemin, il émet des collatérales, à angle droit, qui se ramifient et se terminent librement dans l'épaisseur de cette zone. Ces collatérales, ainsi que les ramifications terminales, ne se colorent pas par le bleu de méthylène ; du moins nous ne les avons guère imprégnées avec la netteté nécessaire pour en faire l'étude, FIG. 7, PL. VII.

Cellules horizontales internes (Grosse cellule superficiali de Tartuferi, *grosse und kleine sternförmige Zellen de* Dogiel). Ces éléments se divisent en deux variétés : 1° des cellules horizontales pourvues d'expansions protoplasmiques descendantes; 2° des cellules horizontales dépourvues de ces prolongements.

a) Les *corpuscules horizontaux internes pourvus d'appendices descendants* ont été bien décrits par Tartuferi, Baquis, et surtout par Dogiel. Ce sont des cellules de grande taille, de forme conique ou pyramidale, dont la base tournée en haut fournit un certain nombre d'expansions horizontales épaisses qui ont la particularité, déjà remarquée par Tartuferi, de s'amincir progressivement et très rapidement, indépendamment des divisions qu'elles produisent, fig. 13 et fig. 12, Pl. VI. Ces branches protoplasmiques sont d'ordinaire beaucoup plus courtes que celles des cellules horizontales externes, et elles se caractérisent particulièrement par le fait que, après quelques dichotomies, elles se résolvent en un panache de rameaux courts, variqueux, digitiformes, se terminant au moyen d'un renflement. Des appendices analogues se montrent aussi tout le long des branches principales, fig. 13 et 14, Pl. VI, *a*, et fig. 6, Pl. VII, *c*.

L'expansion protoplasmique descendante, souvent unique et très épaisse, part du sommet inférieur du corps protoplasmique, gagne la moitié externe de la zone plexiforme interne, et se divise, très fréquemment, en deux branches à direction opposée et marchant plus ou moins horizontalement. Ces branches, qui siègent souvent au niveau du deuxième étage de la zone mentionnée, se subdivisent parfois, en y constituant un plexus horizontal très riche, tandis que d'autres fois elles se terminent sans se diviser, en devenant de plus en plus minces et lisses, fig. 12, *a* et fig. 14, Pl. VI. Parfois, au lieu d'une branche protoplasmique descendante, on en observe deux, fig. 6. *a*, *b*, Pl. VII, qui se séparent à angle aigu, pour se terminer de même que les branches de bifurcation de la tige unique.

Le cylindre-axe est fort épais; il commence par un renflement conique, en parcourant horizontalement et à quelque distance de la zone plexiforme externe une énorme étendue; nous l'avons parfois poursuivi dans un espace supérieur à 0,8 millimètres, sans parvenir à en découvrir la terminaison. Il manque de collatérales et il ne change jamais de direction; aussi nous ne pouvons nous ranger à l'opinion de Dogiel, qui dit avoir vu descendre ces cylindre-axes, pour devenir des fibres de la couche du nerf optique. Nous sommes plutôt porté à admettre que ces cylindre-axes se terminent dans

l'épaisseur de la même couche plexiforme externe, au moyen d'arborisations libres, d'énorme étendue, FIG. 5, *A*, PL. VII. Nous reviendrons sur ce point très important.

b) *Les corpuscules horizontaux internes dépourvus de prolongements descendants* n'ont été vus, à en juger par leurs descriptions, ni par TARTUFERI, ni par DOGIEL. Peut-être les ont-ils regardés comme des cellules à prolongements descendants imparfaitement colorés. C'est ainsi que nous les avions d'abord considérées, mais en essayant de nouvelles imprégnations soit par la méthode de GOLGI, soit par celle de DOGIEL, nous nous sommes convaincu que la plupart des cellules horizontales internes, tout en montrant les propriétés que nous venons d'exposer, manquent de prolongements verticaux; la face inférieure du corps apparaît très souvent arrondie, sans aucun signe d'expansion brisée ou incomplétement imprégnée, FIG. 12, PL. VI, *b*, et FIG. 5, PL. VII.

On pourrait distinguer deux variétés dans ce genre d'éléments : 1° des cellules fusiformes ou semi-lunaires, peu saillantes par leur face inférieure et pauvres en expansions protoplasmiques horizontales, FIG. 5, PL. VII, *A*, *C*; 2° des cellules parfois très volumineuses, très saillantes par en dessous et munies d'un très grand nombre de prolongements divergents, FIG. 13 et FIG. 12, *b*, PL. VI.

En ce qui concerne l'expansion nerveuse, elle est très volumineuse, partant souvent d'une tige protoplasmique et parcourant horizontalement et à quelque distance de la zone plexiforme externe un trajet fort long. Quelquefois cette expansion, une fois sortie de la cellule, trace un arc en descendant un peu pour devenir horizontale.

Fibres nerveuses se ramifiant dans la zone plexiforme externe. Lorsque cette couche apparaît bien imprégnée, on arrive à y distinguer, sur les coupes horizontales, trois espèces de fibres nerveuses terminales : 1° des fibres épaisses parallèles à la rétine, formant des arborisations aplaties de grande étendue; 2° des fibres horizontales plus minces, se résolvant en des ramifications moins riches; 3° des fibrilles arborisées dont la branche génératrice arrive de la zone plexiforme interne en suivant un cours ascendant.

a) *Fibres épaisses formant des arborisations étendues.* C'est le fait le plus important que nos dernières recherches avec la méthode de GOLGI nous ont permis de trouver dans la rétine des mammifères (chat, chien, bœuf, etc.).

Quand on examine des coupes parallèles à la rétine, surtout celle transformée en bloc épais par l'opération de l'enroulement, on aperçoit dans la partie la plus externe de la couche des grains internes, c'est-à-dire en dessous de la couche plexiforme, un grand nombre de cylindre-axes épais, horizontaux, se croisant dans toutes les directions. Ces fibres se dichotomisent quelquefois, et leurs branches deviennent de plus en plus externes, à mesure qu'elles se rapprochent de leur terminaison. Du moment où ces branches ou leurs ramifications atteignent la partie profonde de la zone plexiforme externe (deuxième étage), elles grossissent notablement, deviennent très variqueuses et se résolvent enfin en une arborisation aplatie, à branches tortueuses, moniliformes et divergentes, parcourant une étendue vraiment énorme de la zone mentionnée, FIG. 7, PL. VI. Du contour des branches secondaires et tertiaires partent des épines ascendantes qui pénètrent entre les sphérules des bâtonnets, c'est-à-dire dans l'étage externe de la couche plexiforme, et s'y terminent au moyen d'un renflement arrondi.

Quand l'imprégnation de la rétine est très complète, les coupes horizontales montrent la zone inférieure de la couche plexiforme littéralement occupée par une quantité extraordinaire de ces arborisations, qui se mélangent aux expansions protoplasmiques des cellules horizontales externes et constituent un treillis d'une complication étonnante.

Dans les coupes perpendiculaires, les branches primaires et secondaires des arborisations étant vues souvent en section optique, on ne peut les suivre facilement ; mais, en revanche, on aperçoit très nettement les épines ascendantes destinées à l'étage des boutons optiques, FIG. 10, PL. VI. Les espaces étroits limités par les branches secondaires et tertiaires apparaissent de forme polygonale, et semblent occupés par les pieds des cônes, FIG. 8, *a*, PL. VI.

b) *Fibres formant des arborisations peu étendues.* Outre les fibres épaisses, constituant des arborisations d'énorme étendue, on en trouve d'autres plus minces, ayant la même situation et la même direction, et dont l'arborisation terminale est aussi plus restreinte, quoique montrant la même disposition que celle que nous venons d'exposer, FIG. 8, PL. VI.

Ces deux espèces d'arborisations aplaties se rencontrent chez tous les mammifères (bœuf, chien, chat, lapin, etc.); mais leur étendue nous a semblé être en proportion avec la grandeur de la rétine. Ainsi, chez le lapin jeune (âgé de 15 jours), elles se montraient assez restreintes et avec un aspect fortement variqueux, FIG. 9, PL. VI ; tandis que chez le bœuf elles s'étalent sur une région remarquablement étendue, FIG. 7, PL. VI.

D'où viennent ces fibres arborisées? Nous croyons qu'elles ne sont autre chose que les cylindre-axes des grandes cellules horizontales internes (cellules dépourvues de prolongements descendants, et cellules munies de ces prolongements). Les fibres relativement minces représentent probablement les cylindre-axes des corpuscules horizontaux de petite taille; tandis que les fibres plus épaisses seraient la continuation des prolongements nerveux des cellules horizontales internes plus volumineuses.

Les raisons qui nous ont conduit à cette conclusion sont les suivantes.

1° Dans un cas, nous sommes arrivé à voir la continuité entre les dites fibres et le cylindre-axe d'une cellule horizontale interne, dépourvue de prolongements descendants, FIG. 5, *B*, PL. VII.

2° Jamais les fibres arborisées ne descendent en dessous de la couche des cellules horizontales; ce fait négatif a une certaine importance, car nous l'avons constaté dans des centaines de coupes, où les cylindre-axes se montraient très bien colorés. Nous ne pouvons donc nous ranger à l'avis de DOGIEL, qui soutient l'opinion que les cylindre-axes des cellules horizontales internes, après un cours horizontal, descendent verticalement pour devenir des fibres de la couche du nerf optique. D'ailleurs, le bleu de méthylène donne à ce point de vue des résultats identiques à ceux que fournit le chromate d'argent; il ne montre jamais un changement de plan des fibres arborisées, bien qu'il permette de les suivre sur une grande étendue. Disons, en passant, que le bleu de méthylène colore très souvent les branches principales de l'arborisation; mais il n'a pas le pouvoir de révéler les ramilles secondaires et tertiaires si caractéristiques.

3° L'épaisseur des cylindre-axes des cellules horizontales internes est à peu près égale à celle des grosses fibres arborisées; on peut en dire autant de la position et de la direction de ces deux classes de fibres.

Fibres fines venant de la couche plexiforme interne. Quelquefois on aperçoit, sur les préparations traitées par le procédé de la *double imprégnation*, certaines fibres délicates partant de la couche plexiforme interne et montant verticalement jusqu'à la zone plexiforme externe, où elles se résolvent en une ramification à branches très variqueuses et horizontales, FIG. 2, PL. V, *i*. Ces singulières fibres terminales se trouvent aussi chez les batraciens et les téléostéens. On peut constater dans certains cas que ces filaments prennent, au niveau de la couche plexiforme interne, un cours horizontal, circonstance qui empêche de les suivre entièrement et de déterminer leur origine.

Avant de quitter la zone des cellules horizontales, nous devons mentionner certains éléments signalés chez la fouine par Elia Baquis (1) sous le nom de *cellule piramidali communicanti*. Ce sont des cellules volumineuses, pyramidales, à base supérieure et à sommet inférieur qui atteint la zone plexiforme interne. De leur face supérieure, partent des expansions très nombreuses se rendant à la couche plexiforme externe, tandis que le sommet se prolonge en une grosse tige se résolvant en un panache de fibres terminales, qui se perdent au niveau du premier étage de la zone plexiforme interne. N'ayant pas trouvé ces singuliers éléments sur les nombreuses espèces de mammifères qui ont fait l'objet de nos recherches, nous croyons qu'il s'agit là d'une modification morphologique de quelqu'un des éléments décrits par Tartuferi, par Dogiel ou par nous. Il pourrait se faire que les dites cellules pyramidales fussent, tout simplement, des cellules horizontales internes, à prolongement descendant, *grosses cellules superficielles* de Tartuferi, dont le cylindre-axe horizontal n'aurait pas été imprégné pour une raison quelconque; ces cellules se montreraient peut-être, chez la fouine, un peu modifiées dans leur forme et dans la disposition du panache descendant.

Couche des cellules bipolaires.

Cellules bipolaires en général. Sur ce point, nos recherches confirment complétement celles de Tartuferi et de Dogiel, surtout en ce qui concerne la morphologie générale de ces corpuscules.

Les bipolaires des mammifères ont un corps plus volumineux et plus irrégulier que celui des bipolaires des vertébrés inférieurs; elles possèdent aussi deux expansions : une ascendante et une descendante.

L'*expansion ascendante*, souvent multiple, est fort épaisse et constitue, au niveau de la zone plexiforme externe, une arborisation très abondante. L'*expansion descendante* descend presque en ligne droite, en traversant la couche des cellules amacrines, et se termine, au moyen d'une arborisation courte et fort variqueuse, dans les divers niveaux de la zone plexiforme interne.

Tant dans le panache supérieur que dans l'inférieur, les dernières ramilles se terminent toujours, comme chez les autres vertébrés, par des bouts plus ou moins renflés et tout à fait libres. Ce fait est si facile à constater, surtout dans le panache inférieur des bipolaires, que nous ne pouvons comprendre, si ce n'est par l'influence fâcheuse des préjugés d'école, comment deux observateurs aussi sagaces que Tartuferi et Dogiel ont pu décrire des réseaux anastomotiques entre les panaches provenant des corpuscules voisins.

(1) Elia Baquis : *La retina della faina*; Anatomischer Anzeiger, nº 13 et 14, 1890.

Parmi les fibres de la ramification supérieure, Dogiel en signala une qui avait toutes les propriétés de la massue de Landolt. Nous n'avons pas eu la bonne fortune d'en trouver de pareilles dans nos préparations, bien que dans ces derniers mois, nous ayons employé très assidûment le bleu de méthylène sur la rétine du chien, du mouton et du bœuf. Quant à la méthode de Golgi, même appliquée avec la modification dite de la double ou de la triple imprégnation, elle n'arrive jamais à colorer une telle fibre, circonstance d'autant plus étrange que le chromate d'argent imprègne très constamment la massue de Landolt des batraciens, des reptiles et des oiseaux.

Variétés des cellules bipolaires. Lorsqu'on compare très attentivement les cellules bipolaires des mammifères, on aperçoit bientôt des différences qui portent principalement sur la hauteur et la forme du panache ascendant. Ces différences, unies à d'autres caractères d'ordre physiologique qui séparent très probablement les bipolaires, permettent de ranger ces éléments en trois espèces : 1° *des cellules bipolaires à panache vertical ou destiné aux bâtonnets*; 2° *des cellules bipolaires à panache aplati ou destiné aux cônes*; 3° *des cellules bipolaires géantes ou à panache externe très étendu.*

1° *Cellules bipolaires à panache ascendant.* Ce sont les seules bipolaires décrites par Tartuferi à en juger par ses dessins, où l'on voit toujours les ramilles du panache supérieur marcher vers le haut en s'amincissant régulièrement. Du reste, cela se comprend aisément, attendu que ces cellules se colorent très facilement et très constamment par la méthode de Golgi. Par contre, il semble que Dogiel n'a réussi à colorer que les bipolaires destinées aux cônes, parce que toutes les cellules de ce genre qu'il dessine possèdent un panache supérieur, horizontal et très pauvre en fibres terminales. La désignation que ce savant applique aux expansions qui se rendent dans la couche plexiforme externe *(horizontale Fortsätze)* vient à l'appui de cette opinion. Du reste, le bleu de méthylène, tout comme le chromate d'argent, colore de préférence une des variétés de bipolaires : il montre presque exclusivement les cellules bipolaires à panache horizontal ou destiné aux cônes.

Les bipolaires à panache ascendant ou destiné aux bâtonnets, fig. 2, Pl. V, sont épaisses, ovoïdes ou semi-lunaires. Leurs branches ascendantes en nombre variable se divisent à angle aigu un peu arrondi, et les ramilles qui en résultent continuent à se diviser en se portant vers l'étage supérieur de la zone plexiforme externe, où elles se terminent librement à des hauteurs diverses au moyen d'une extrémité acuminée, surmontée parfois d'une

varicosité extrêmement délicate. Les angles tracés par les dichotomies des branches secondaires et tertiaires sont, d'ordinaire, arrondis, et les espaces restant entre les fibrilles ascendantes coïncident complétement en dimension et en forme avec ceux de la sphérule terminale de la fibre des bâtonnets.

Comme nous l'avons déjà signalé plus haut, ces espaces servent à loger ces sphérules, en établissant une articulation nerveuse, en vertu de laquelle une cellule bipolaire peut recueillir l'activité de plusieurs bâtonnets. Du reste, ce rapport s'observe directement dans certaines préparations, où le chromate d'argent s'est déposé d'une façon simultanée sur les deux facteurs de l'articulation nerveuse, FIG. 2, *c*, et FIG. 4, *a*, PL. V.

La fibre descendante est très longue, elle traverse toute l'épaisseur de la couche plexiforme interne; sur la face supérieure des cellules ganglionnaires, FIG. 2, *n*, elle se décompose en une arborisation courte, à branches grossières, moniliformes, terminées par une éminence arrondie ou ovalaire. Quelquefois, il nous a semblé que l'arborisation finale s'étale sur quelqu'un des étages de la zone plexiforme interne; parfois, enfin, on observe des arborisations tellement simples qu'elles consistent exclusivement en une bifurcation à branches courtes divergentes et à bouts renflés.

Les dimensions relatives du panache ascendant sont très variables. A ce point de vue, les bipolaires destinées aux bâtonnets peuvent se classer en géantes et en petites, bien qu'il existe des transitions entre ces deux variétés. Les plus volumineuses ont un panache supérieur si riche en ramilles ascendantes qu'il se met en rapport avec 15 ou 20 sphérules de bâtonnet; tandis que les plus petites, FIG. 2, *d*, PL. V, possèdent un nombre très restreint de filaments ascendants, et par conséquent ne touchent que 3 ou 4 sphérules.

Bipolaires à panache horizontal ou destiné aux cônes. Elles siègent dans toutes les rangées de la couche des bipolaires; cependant elles abondent surtout dans le voisinage des cellules amacrines. Le panache supérieur atteint l'étage profond de la zone plexiforme externe, s'y étalant horizontalement sur une étendue beaucoup plus considérable que celui des bipolaires se rendant aux bâtonnets, FIG. 2, *e*, FIG. 4, *b*, *d*, *c*, *e*, PL. V. Les dernières ramilles, fines et longues, ne montrent jamais d'épines ascendantes, et se terminent librement après s'être entrecroisées avec les branches des cellules bipolaires voisines. Le plexus ainsi formé, dont les ramilles s'étendent horizontalement en dessous des pieds des cônes, se met très probablement en rapport avec la base et les fibrilles terminales de ces derniers, attendu que les fibrilles des bipolaires, dont il est question, ne gagnent jamais l'étage

externe de la zone plexiforme externe où se terminent les sphérules des bàtonnets, et que d'autre part les dites sphérules ne descendent pas, si ce n'est très rarement, jusqu'au deuxième étage, c'est-à-dire dans la région des pieds des cônes.

On trouve donc chez les mammifères, de même que chez les téléostéens, deux voies distinctes pour chaque espèce d'ébranlement lumineux : celle qui est commandée par les cònes et celle qui est commandée par les bàtonnets. Cependant nous ne croyons pas que ces voies soient absolument isolées; nous admettons plutòt qu'un genre d'impressions lumineuses est prédominant dans chacune d'elles, à moins que l'on arrive à démontrer, ce qui est actuellement impossible, que les rares sphérules de bâtonnet, qui descendent jusqu'au deuxième étage de la zone plexiforme externe, ne touchent pas les panaches des bipolaires destinées aux cônes, mais seulement les branches primaires du panache des bipolaires destinées aux bàtonnets, qui sont placées profondément.

Le prolongement inférieur descend jusqu'à la zone plexiforme interne, en y constituant une arborisation aplatie fort variqueuse, souvent plus fine que celle des bipolaires à panache ascendant, FIG. 4. Ces ramifications terminales se disposent en cinq rangées ou plexus superposés, dont la position coïncide avec celle des étages de la couche susmentionnée. Les arborisations correspondant au cinquième étage peuvent toucher aussi la face supérieure du corps de certaines cellules ganglionnaires, bien que ce fait soit très rare. Parfois, outre l'arborisation terminale, on observe quelque ramille collatérale qui se ramifie dans un étage plus externe; néanmoins, cette disposition est exceptionnelle, contrairement à ce qui arrive chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, où elle constitue la règle générale.

Le fait que les panaches descendants des bipolaires siègent, chez les mammifères, dans divers plans de la zone plexiforme interne a été déjà signalé par DOGIEL dans la rétine de l'homme. Mais, pour que ce fait ait quelque signification, il faut le rapprocher d'un autre fait que nos recherches ont révélé dans les cinq classes de vertébrés, à savoir : que chacun des étages de la couche plexiforme interne est le point exclusif de ramification d'un corpuscule ganglionnaire monostratifié. Or, ces corpuscules pourraient bien recevoir les courants amenés par les bipolaires destinées aux cônes et les transmettre assez parfaitement individualisés jusqu'aux centres optiques. Un pareil rapport pourrait s'établir, en différents endroits des mêmes étages, entre les arborisations finales des bipolaires destinées aux bâtonnets et quelques autres cellules ganglionnaires monostratifiées. On comprend aisément que, si l'on admet l'hypothèse de TAR-

TUFERI et de DOGIEL sur l'existence de réseaux continus au niveau des divers étages de la zone plexiforme, la transmission individuelle des divers éléments formant l'image rétinienne (points, lignes, ou surfaces différemment colorées ou éclairées) reste gravement compromise et sans explication satisfaisante.

Cellules bipolaires géantes. Bien que ces éléments puissent rentrer dans la catégorie des bipolaires destinées aux cônes, nous préférons en faire la description à part. Il s'agit de cellules coniques ou pyramidales, volumineuses, placées immédiatement en dessous de la couche plexiforme externe, FIG. 2, *f*, et FIG. 4, *g*, PL. V. De leur face supérieure émanent de très nombreux prolongements divergents, se ramifiant à plusieurs reprises et s'étalant horizontalement sur une étendue considérable. Le plexus constitué par ces ramifications semble siéger dans le deuxième étage de la zone plexiforme. Ordinairement, comme on l'observe en *f*, FIG. 2, PL. V, l'arborisation est exclusivement horizontale et semble se mettre en rapport de préférence avec les pieds des cônes; mais, dans certains cas, FIG. 4, *f*, *g*, PL. V, on y aperçoit aussi des épines ascendantes qui paraissent s'engager dans le premier étage, l'étage des sphérules des bâtonnets.

Le prolongement descendant se comporte de même que celui des autres bipolaires, c'est-à-dire qu'il se décompose, au niveau de la zone plexiforme interne, en une ramification aplatie, fort variqueuse et tortueuse. Jusqu'ici, toutes ces arborisations nous ont paru se terminer dans le cinquième étage; cependant la cellule représentée en *f*, FIG. 4, PL. V, donnait une branche dans le troisième plexus.

Les cellules bipolaires géantes ne semblent pas avoir été imprégnées ni par TARTUFERI, ni par DOGIEL. Cependant, dans un des dessins de cet auteur nous trouvons une cellule qu'il considère, ainsi que cela résulte du texte, comme un élément étoilé (nos cellules horizontales internes), dont les propriétés se rapprochent notablement des bipolaires géantes, car elle a un panache descendant petit et variqueux.

Couche des cellules amacrines

TARTUFERI, dans son mémoire tant de fois cité, signale l'existence de quelques variétés de cellules amacrines ou de spongioblastes. 1° Des spongioblastes munis d'un prolongement court et relativement gros qui, en se divisant et en se subdivisant à plusieurs reprises, remplit de ses ramifications une grande partie de la zone plexiforme interne. Il est probable, surtout

d'après les dessins de Tartuferi, que ces éléments appartiennent à ceux que, dans la rétine des oiseaux, nous avions appelés *spongioblastes névrogliformes* (nos amacrines diffuses). 2° Des spongioblastes munis d'une tige qui descend d'abord indivise et qui ensuite se partage en ramilles horizontales très peu nombreuses. Ces cellules correspondent sans doute à nos spongioblastes piriformes à tige droite, se décomposant en une arborisation horizontale. Ce sont les cellules amacrines les plus abondantes. 3° Des spongioblastes volumineux, de forme mitrale, dont le corps se prolonge en deux ou en un plus grand nombre d'expansions qui s'étalent sur la partie externe de la zone plexiforme interne. Ce sont vraisemblablement les spongioblastes qui s'arborisent au niveau du premier étage.

Ces variétés de cellules amacrines établies par Tartuferi reposent sur des caractères morphologiques; mais ceux-ci ont peu de valeur en présence d'autres caractères, par exemple : la modalité de l'arborisation finale, et l'étage de la zone plexiforme où cette dernière s'épanouit. C'est à la position de l'arborisation terminale qu'est subordonnée la morphologie du corps cellulaire; ainsi, les cellules amacrines du premier étage, n'ayant pas besoin d'une tige descendante, sont multipolaires et plus ou moins aplaties; tandis que celles des quatrième et cinquième étages, à part quelques exceptions sans importance, possèdent toutes une tige verticale, droite, arborisée seulement au niveau du plexus qu'elles contribuent à former.

Le fait très important que les cellules amacrines piriformes constituent des plexus concentriques superposés, qui coïncident avec ceux des cellules ganglionnaires et avec les panaches des bipolaires, a été établi pour la première fois par nous dans la rétine des oiseaux. Nous n'avions observé d'abord que deux plexus ou étages fibrillaires dans la zone plexiforme interne; mais, à la suite de recherches ultérieures sur la rétine des batraciens et des reptiles (1), nous sommes arrivé à en distinguer trois ou quatre. Ces étages sont principalement formés par la réunion des panaches des cellules amacrines piriformes à tige descendante droite et longue, conjointement avec les arborisations aplaties des cellules ganglionnaires et les panaches inférieurs des corpuscules bipolaires. Dans notre travail postérieur sur la rétine des mammifères (2), nous avons constaté une disposition semblable, bien que les couches formées par les panaches horizontaux des amacrines piriformes soient bien moins distinctes que chez les vertébrés inférieurs.

(1) Cajal : *Pequenas contributiones*, etc., III. *La retina de los batracios y reptiles*, 1891.
(2) Cajal : *Notas preventivos sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos*, 1891.

Dernièrement, DOGIEL (1), dans un mémoire qui a paru presque en même temps que notre étude sur la rétine des mammifères, a décrit dans la rétine humaine deux espèces de spongioblastes : les spongioblastes nerveux et les spongioblastes qui sont dépourvus de cylindre-axe (nos cellules amacrines).

Parmi les spongioblastes non nerveux, on remarque, non sans quelque surprise, que DOGIEL ne décrit que ceux que nous appelons diffus ou non stratifiés, sauf quelques éléments appartenant aux cellules stratifiées du premier étage. Toute la longue et admirable série des spongioblastes stratifiés à tige droite, constituant des plexus concentriques, fait défaut dans le travail du savant russe. Cela se comprend cependant, car le bleu de méthylène, exclusivement employé par cet auteur, ne colore presque aucune des amacrines stratifiées, l'imprégnation portant de préférence sur les amacrines diffuses. C'est là ce que l'on peut constater dans notre FIG. 8, PL. VII, où nous avons représenté les cellules amacrines qui se montrent dans nos préparations faites par la méthode d'EHRLICH-DOGIEL.

Outre les spongioblastes cités, DOGIEL en distingue quelques-uns qui auraient la particularité suivante : les ramilles ramifiées partant de la face inférieure du corps cellulaire formeraient un plexus très riche, embrassant une grande partie de la couche plexiforme interne; et c'est par la convergence de quelques fibrilles de ce plexus que prennent naissance certains cylindre-axes qui deviennent ultérieurement des fibres de la couche du nerf optique. Pour ce qui nous concerne, nous n'avons jamais constaté pareille particularité dans la rétine de n'importe quel animal ; nous sommes persuadé que DOGIEL a été poussé à cette étrange interprétation par le manque de netteté des images fournies par le bleu de méthylène relativement à la terminaison des plus fines expansions cellulaires. Du reste, si ce mode de terminaison des fibres nerveuses était réel, il constituerait un fait isolé dans la science, attendu que, même chez les invertébrés, où l'on avait soutenu avec le plus d'apparence de raison une semblable opinion, les recherches de RETZIUS (2) et de VON LENHOSSÈK (3) ont montré que le cylindre-axe représente toujours le prolongement d'une seule expansion cellulaire.

(1) DOGIEL : Arch. f. mik. Anat., Bd. XXXVIII.

(2) G. RETZIUS : *Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen*; Biologische Untersuchungen, Neue Folge, I, 1890.

(3) VON LENHOSSÈCK : *Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern beim Lumbricus*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.

Quant aux spongioblastes nerveux, c'est-à-dire ceux qui émettent un cylindre-axe qui se continue avec une fibre du nerf optique, ils se comporteraient chez l'homme, d'après Dogiel, d'une façon particulière. Les expansions protoplasmiques de ces éléments, après s'être ramifiées plusieurs fois, iraient constituer un plexus horizontal tantôt sur le tiers externe, tantôt sur le moyen, tantôt sur l'interne de la zone plexiforme interne. Il y aurait, par conséquent, trois espèces de cellules nerveuses dans la couche des corpuscules amacrines, suivant l'étage de la zone plexiforme où elles étalent leurs arborisations protoplasmiques.

En examinant attentivement les dessins de Dogiel, on acquiert la conviction que cet auteur s'est trompé en décrivant, très probablement, comme cellules nerveuses certains spongioblastes non nerveux des troisième, quatrième et cinquième étages.

Pour se convaincre de l'extrême facilité avec laquelle on peut tomber dans de graves erreurs en se servant du bleu de méthylène, il n'y a qu'à comparer la cellule *C*, fig. 7 de notre Pl. V, avec la cellule *C*, fig. 13, pl. xxii, du travail de Dogiel. Ces deux figures reproduisent évidemment la même espèce de spongioblaste, mais, tandis que, d'après Dogiel, on y voit à peine quelques expansions, notre dessin en montre plusieurs. L'une d'elles, en descendant jusqu'au voisinage des cellules ganglionnaires, pourrait en cas d'imprégnation incomplète être prise pour un cylindre-axe; heureusement le chromate d'argent, contrairement au bleu de méthylène, a coloré non seulement ce prolongement descendant d'aspect nerveux, mais aussi les fibrilles extraordinairement délicates de son panache terminal qui s'étale au niveau du cinquième étage. En comparant la plupart des spongioblastes que Dogiel a colorés par le bleu de méthylène avec ceux que nous avons imprégnés par le chromate d'argent, nous arriverions à la même conclusion : le chromate d'argent fournit des arborisations terminales très belles et d'une grande étendue; tandis que le bleu de méthylène ne donne que des ramifications pauvres et fort difficiles à étudier, surtout en ce qui concerne leur terminaison.

Les réserves que nous venons de faire concernant l'existence des trois espèces de spongioblastes nerveux, signalés par Dogiel chez l'homme, sont d'autant plus justifiées que, malgré nos préparations très nombreuses de la rétine des mammifères, exécutées pendant plus d'une année d'un travail continu, nous n'avons jamais réussi à imprégner le cylindre-axe de ces éléments, alors même que le corps cellulaire et les expansions protoplasmiques se présentent assez bien délimités par les deux méthodes de recherches.

Les spongioblastes nerveux de forme mitrale (spongioblastes du premier tiers de la couche plexiforme de Dogiel) nous ont même fait complétement défaut dans nos dernières recherches; aussi commençons-nous à douter de leur existence chez les mammifères. Car, si nous-même nous les avons mentionnés dans un autre travail, c'était à une époque où nous n'avions pas encore étudié suffisamment certaines cellules amacrines du cinquième étage, fig. 7, *C*, Pl. V, fig. 8, *d*, Pl. VII. Celles-ci, sur les préparations incomplétement colorées, sont fort semblables aux cellules véritablement pourvues d'une expansion fonctionnelle, qui se trouvent dans la rétine des oiseaux, des reptiles et des batraciens.

Dans la supposition que, chez les mammifères, les spongioblastes nerveux font défaut, l'on pourrait conjecturer que ces cellules se sont déplacées de leur siège naturel, pour se porter vers la couche des cellules ganglionnaires, où, peut-être, elles sont représentées par certains corpuscules ganglionnaires géants et piriformes qui s'arborisent dans le premier étage. Il est une circonstance qui plaide en faveur de cette opinion : c'est que ces derniers corpuscules abondent chez les mammifères, tandis que, chez les reptiles et les oiseaux, où les spongioblastes nerveux existent, ils sont beaucoup plus rares. Du reste, le déplacement de certaines cellules n'est pas un fait isolé. Rappelons, par exemple, les bipolaires déplacées des reptiles et des batraciens, qui ne se trouvent ni chez les oiseaux, ni chez les téléostéens.

Au point de vue physiologique, ces changements de lieu des cellules rétiniennes n'ont aucune importance, pourvu que, ainsi que cela arrive dans les exemples cités, la situation des expansions protoplasmiques et la destinée des prolongements fonctionnels restent constantes. Ainsi, dans les bipolaires déplacées, les deux organes de connexion (expansions destinées à la couche plexiforme externe et panache inférieur) maintiennent leur position normale; et dans les cellules ganglionnaires déplacées (spongioblastes nerveux) les rapports du panache protoplasmique n'ont pas subi de changement; en effet, celui-ci s'épanouit toujours, quel que soit le siège du corps cellulaire, dans le premier étage de la zone plexiforme interne.

Dans l'interprétation de la nature des cellules nerveuses, on doit toujours préférer les caractères qui se rapportent à la situation et aux connexions des expansions protoplasmiques et nerveuses; c'est là, peut-on dire, une règle précieuse, une sorte de *criterium* que l'on peut appliquer avantageusement aux autres parties du système nerveux.

Cellules amacrines en particulier. En général, ces éléments reproduisent les amacrines des autres vertébrés dans tous leurs détails : forme, nombre, position, disposition des arborisations terminales, etc. Seulement les fibrilles des panaches rayonnants, ainsi que celles des arborisations flexueuses, n'atteignent pas, chez les mammifères, la longueur extraordinaire qu'elles présentent chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux. Les étages de la couche plexiforme interne où s'étalent les arborisations sont aussi au nombre de cinq ; cependant, ils sont plus difficiles à déterminer que chez les autres vertébrés, à cause de l'épaisseur relativement considérable et de l'imparfaite planimétrie de plusieurs arborisations des cellules ganglionnaires et amacrines. Ce qui contribue aussi à rendre les étages moins distincts, c'est l'absence fréquente d'aplatissement des panaches inférieurs des bipolaires.

Cellules amacrines diffuses. Il en existe deux variétés : des petites et des grandes.

a) Les *petites amacrines* ont un corps ovale ou piriforme, se prolongeant en une tige descendante, épaisse, qui ne tarde pas à se décomposer en une arborisation à rameaux obliques, fortement variqueux, se terminant dans les deux tiers inférieurs de la couche plexiforme interne, FIG. 8, *D*, PL. V.

b) Les *grandes amacrines* ont un corps triangulaire, semi-lunaire ou mitral. De leur face inférieure émanent deux ou trois expansions obliquement descendantes qui, en se divisant à plusieurs reprises et en devenant fortement variqueuses, fournissent des rameaux terminaux à presque toute la couche plexiforme. Cependant, ces rameaux, qui finissent par des bouts renflés, semblent s'accumuler de préférence dans le cinquième étage, au-dessus même des cellules ganglionnaires, FIG. 2, *h*, PL. V.

Ces éléments se colorent très facilement par le bleu de méthylène, FIG. 8, *f*, PL. VII. Très souvent, ils le sont d'une manière exclusive; on observe alors que leurs ramilles descendantes constituent, dans toute l'épaisseur du cinquième étage, une zone continue et fort granuleuse, FIG. 8, *g*, PL. VII.

Cellules amacrines stratifiées du premier étage. Elles possèdent, comme celles des oiseaux, une forme semi-lunaire ou cuboïde et un volume fort variable. De leur face inférieure partent quelques branches divergentes qui se ramifient sur une étendue très considérable dans la partie la plus externe de la zone plexiforme, FIG. 7, *A*, PL. V.

A côté de cette variété, on en trouve une autre plus rare, caractérisée par le nombre extraordinaire et par la délicatesse extrême des expansions divergentes. Ces dernières se divisent seulement dans le voisinage du corps cellulaire; puis elles parcourent une grande étendue du premier et du deuxième étage et s'y terminent librement, FIG. **8**, *A*, PL. V.

Cellules amacrines du deuxième étage. Nous y avons reconnu trois types. 1° Des cellules volumineuses, piriformes, munies d'une tige épaisse qui se décompose, au niveau du deuxième étage, en trois ou quatre branches horizontales robustes et de grande longueur, FIG. **7**, *B*, PL. V. 2° De petites cellules piriformes, dont la tige descendante forme une magnifique radiation de fils droits, délicats, variqueux, semblables à des fibrilles nerveuses, FIG. **8**, *C*. Il s'agit ici d'une amacrine à panache rayonnant comme celles que nous avons décrites plus haut chez les vertébrés inférieurs. 3° Des cellules géantes, semi-lunaires, caractérisées par ce fait qu'elles présentent deux tiges opposées qui vont se perdre et se ramifier dans le deuxième étage, FIG. **12**, *c*, PL. VI. Cet élément se colore souvent par le bleu de méthylène.

Cellules amacrines du troisième étage. On y observe les mêmes types que chez les oiseaux et les reptiles. 1° Des cellules géantes munies d'expansions horizontales épaisses et peu nombreuses, partant d'une tige verticale très robuste, FIG. **8**, *B*, PL. V. Ces branches terminales sont beaucoup plus courtes que celles des reptiles et se terminent librement au moyen d'une grosse varicosité. 2° Des cellules piriformes, de petite dimension, dont la tige verticale constitue une belle étoile à rayons fins et très longs, FIG. **7**, *D*, PL. V. 3° Des cellules de petite taille, également piriformes, dont le prolongement descendant se résout en une arborisation tortueuse, très variqueuse et de faible étendue, FIG. **8**, *F*, FIG. **9**, *B*, *G*.

Cellules amacrines du quatrième étage. On distingue parmi elles trois types différents. 1° Un type à panache rayonnant aplati, formé de fibrilles très délicates et longues, FIG. **8**, *E*, PL. V. 2° Un type également piriforme, dont l'arborisation terminale est courte, variqueuse et fort serrée, FIG. **7**, *G*, PL. V. 3° Un type géant, semblable à celui du troisième étage, dont les branches terminales à cours horizontal sont épaisses et grossières. Parfois, on n'y trouve que deux bras marchant dans des directions opposées, FIG. **12**, PL. VI.

Cellules amacrines du cinquième étage. Ici aussi on peut reconnaître différents types. 1° Un type volumineux et piriforme, dont la tige verticale se partage de bonne heure en quelques branches grossières, qui deviennent horizontales au-dessus même des cellules ganglionnaires, et constituent une ramification flexueuse et très variqueuse, FIG. 7, *E*, PL. V. 2° Un type volumineux, semi-lunaire ou tétragonal, dont les côtés, ainsi que la face inférieure, émettent des branches fines dont les multiples ramifications descendent jusqu'à la partie inférieure du cinquième étage; là elles constituent un plexus fin, serré, et très étendu. La descente des fibres a lieu, tantôt directement, tantôt d'une façon si oblique qu'elles traversent une grande étendue de la zone plexiforme interne. Finalement, quelques-unes des expansions qui naissent du contour cellulaire semblent se ramifier dans le premier étage, FIG. 7, *C*, PL. V, caractère qui pourrait aussi faire considérer ces éléments comme des amacrines bistratifiées. Du reste, ils ont en outre la propriété de se colorer très intensément par le bleu de méthylène; cependant la richesse extraordinaire et le cours des plus fines fibrilles ne se montrent avec une entière netteté que dans les préparations au chromate d'argent.

Cellules spéciales à cylindre-axe ascendant. Au milieu des cellules amacrines, nous avons observé dans la rétine du chien, FIG. 2, *g*, PL. V, deux éléments qui diffèrent notablement de ceux de la couche des grains internes. Ils ont un corps triangulaire ou ovoïde; leur face inférieure donne naissance à quelques expansions descendantes d'apparence protoplasmique, se perdant dans la moitié supérieure de la zone plexiforme interne; de leur face supérieure surgit un prolongement fin, ayant les propriétés d'un cylindre-axe, qui monte tantôt directement, tantôt en traçant un angle, jusqu'à la zone plexiforme externe, et s'y termine au moyen d'une arborisation libre, variqueuse et très courte.

N'ayant observé que deux cellules de cette nature sur des centaines de préparations, nous devons nous abstenir encore de nous prononcer sur leur signification.

Cellules amacrines interstitielles ou de la couche plexiforme interne. D'après les travaux de DOGIEL, on connaît des cellules ganglionnaires et des éléments bipolaires déplacés, c'est-à-dire siégeant en des endroits différents de ceux occupés par la plupart des corpuscules de même nature. Dans la rétine des mammifères, on trouve aussi des amacrines déplacées, éparses çà et là aux divers étages de la zone plexiforme interne, FIG. 4, *i*, *j*, *m*, PL. V.

Mais si le corps cellulaire a changé de place, les branches terminales, fidèles à la loi qui régit la disposition des cellules amacrines, se ramifient et s'étalent en plexus horizontaux.

L'existence de cellules dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne a été signalée par quelques auteurs, notamment par NAGEL(1) et H. MÜLLER(2). Plus récemment, BORYSIEKIEWICZ (3) a mentionné la présence de ces éléments chez les carnassiers. Il les décrit comme des cellules nerveuses ayant des expansions protoplasmiques, et pouvant se classer suivant deux types : les *grosses* et les *petites*.

Les cellules de ce genre que nous avons trouvées dans la rétine du bœuf sont des corpuscules fusiformes ou triangulaires, dont la direction générale est à peu près parallèle à celle de la rétine. Leurs expansions ont l'aspect de celles des amacrines stratifiées, se ramifiant à plusieurs reprises et s'étalant horizontalement sur une grande étendue. Souvent, après quelques dichotomies, les ramilles changent de plexus ou d'étage, de sorte que chaque cellule peut fournir des branches terminales à deux ou trois plexus rétiniens. Les dernières ramilles sont très délicates et finissent librement.

Le siège des amacrines déplacées est fort variable. Cependant la plupart de celles qui se montraient dans nos préparations résidaient dans le deuxième étage, auquel elles fournissaient presque toutes leurs expansions. D'autres fois, elles siégeaient au niveau du troisième et même du quatrième étage, FIG. 4, *j*, *m*, PL. V.

Outre ces amacrines horizontales, on en trouve parfois d'autres de forme triangulaire ou irrégulière, dont les prolongements marchent dans des directions fort variables. Par exemple, la cellule représentée en *K*, FIG. 12, PL. VI, offrait deux espèces d'expansions : des expansions ascendantes qui alialent s'arboriser dans le deuxième et le premier étage; et des expansions descendantes, plus nombreuses, qui se divisaient successivement en constituant un plexus variqueux et compliqué dans le cinquième étage. Il s'agit donc d'une cellule amacrine bistratifiée.

Il est probable que de nouveaux essais d'imprégnation révèleront d'autres éléments de ce genre, mais siégeant dans d'autres étages. Peut-être s'y trouve-t-il aussi, comme chez les reptiles, quelque cellule ganglionnaire déplacée. Ce point demande encore de nouvelles recherches.

(1) NAGEL : Graeffe Arch., Bd. VI, p. 218.

(2) H. MÜLLER : Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. VIII, 1857.

(3) BORYSIEKIEWICZ : Loc. cit.

Couche des cellules ganglionnaires.

Cellules monostratifiées du premier étage. On en trouve trois variétés principales : 1° *Le type géant.* Il est représenté par des cellules multipolaires ou bipolaires, de forme ovoïde ou semi-lunaire, dont la face supérieure émet des bras ascendants très robustes qui, une fois arrivés au premier étage ou dans l'intervalle des deux premiers étages, constituent une magnifique arborisation terminale aplatie, à branches épaisses, très ramifiées et tortueuses, FIG. 9, *a*, PL. V. 2° *Le type petit.* Il est formé de cellules ovales, munies d'un long prolongement ascendant qui, au niveau du premier étage, se décompose en une arborisation délicate, ondulée et horizontale. Parfois, au lieu d'une expansion ascendante, on en observe deux ou même un plus grand nombre, qui se perdent dans le premier étage après s'être ramifiées plusieurs fois, FIG. 7, *c*, PL. V. 3° *Le type moyen.* Nous l'avons surtout observé chez le chien, FIG. 9, *f*, et FIG. 8, *f*, PL. V. C'est un élément piriforme, à tige ascendante volumineuse qui fournit dans le premier étage et une grande partie du deuxième une arborisation très serrée, variqueuse et peu étendue. On remarque parfois d'autres types cellulaires rentrant dans l'espèce précédente ; ils s'en distinguent par une arborisation très lâche et plus déliée, FIG. 9, *h*, PL. V.

Cellules ganglionnaires du deuxième étage. Nous venons de faire observer que certains éléments du premier étage étendent leurs branches jusqu'au deuxième ; mais ce dernier contient aussi des arborisations spéciales provenant de certains corpuscules qui peuvent se ranger en deux variétés.

a) *Variété petite.* Ce sont des corpuscules piriformes à tige ascendante délicate, fournissant au deuxième étage une arborisation mince, à filaments longs et grêles, FIG. 8, PL. V, *a*, et FIG. 12, PL. VI, *e*. Parfois, la ramification terminale se réduit à deux branches horizontales qui marchent en sens opposé.

b) *Variété géante.* Elle est formée par des cellules semi-lunaires ou ovoïdes, pourvues souvent de bras ascendants multiples et très gros. Après quelques divisions de ces bras, toutes les branches qui en résultent s'accumulent au niveau du deuxième étage, où elles forment un plexus lâche et très étendu. Les ramilles, fort épaisses et flexueuses, se terminent librement, FIG. 9, PL. V, *c*, *e*. Le cylindre-axe, remarquablement volumineux, part

souvent d'une branche protoplasmique. Dans certains cas, les arborisations géantes de ces cellules ganglionnaires ne sont pas exclusivement circonscrites dans le deuxième étage, car elles empiètent sur le troisième et une partie du premier étage, en se mélangeant avec les plexus de ces derniers.

Cellules ganglionnaires du troisième étage.

1° *Type géant.* Ses cellules sont piriformes et possèdent un volume assez considérable ; leur tige ascendante et épaisse, parvenue au niveau du troisième étage, y constitue une arborisation pauvre, très aplatie et à branches fort robustes, FIG. 7, PL. V, *e*.

2° *Type petit.* Chez le chien, nous avons trouvé une cellule multipolaire petite, dont les prolongements ascendants se résolvaient au niveau du troisième étage et d'une partie du quatrième en une arborisation courte, extrêmement variqueuse et fort serrée, FIG. 8, *g*. Le cylindre-axe, qui émanait d'une branche protoplasmique, descendait ensuite pour devenir une fibre de la couche du nerf optique.

Cellules ganglionnaires du quatrième étage.

1° *Type petit.* Il correspond aux petites cellules très remarquables, que nous avons trouvées chez les vertébrés inférieurs, surtout chez les oiseaux et les reptiles. Cependant, chez les mammifères, l'arborisation horizontale est moins riche et moins serrée. Chez le bœuf, nous avons trouvé deux variétés légèrement différentes de cette espèce : des corpuscules piriformes à panache très fin et variqueux, FIG. 7, *a* ; et des cellules également piriformes, mais à panache plus étendu et plus lâche, FIG. 8, *e*, PL. V.

2° *Type de taille moyenne.* Chez le chien surtout, on rencontre un corpuscule piriforme ou multipolaire, relativement volumineux, et dont l'arborisation terminale, remarquablement riche et serrée, occupe tout le quatrième étage et une bonne partie du cinquième, FIG. 9, *g*, *d*, PL. V. Peut-être cette variété représente-t-elle, tout simplement, une modification du type petit.

3° *Type à arborisation étendue.* Nous avons trouvé chez le bœuf, FIG. 7, *d*, PL. V, une cellule assez volumineuse, multipolaire et pourvue de quatre ou cinq branches ascendantes, qui formaient au niveau du quatrième étage un panache de filaments très longs et à direction horizontale.

Cellules ganglionnaires du cinquième étage. Elles s'imprègnent très rarement. Nous en avons reconnu deux espèces, et il est probable qu'en

multipliant les essais d'imprégnation on en trouvera bien d'autres ; car cet étage est fort épais et très riche en branches protoplasmiques.

Type gros, à branches relativement épaisses, FIG. 8, *d*. Ce sont des cellules semi-lunaires ou mitrales dont le contour supérieur émet quatre ou six prolongements horizontaux ramifiés qui parcourent une grande étendue du cinquième étage.

Type petit généralement semi-lunaire ou cuboïde. Il se distingue du précédent en ce que sa face supérieure donne naissance à un nombre extraordinaire de filaments délicats, à peine ramifiés et d'une longueur énorme. Ces fibrilles, dont l'aspect rappelle complétement celui des fibres nerveuses, remplissent tout le cinquième étage et une bonne partie du quatrième et du troisième, FIG. 9, *b*, PL. V.

Cellules ganglionnaires bi- et multistratifiées. De même que chez les oiseaux et les reptiles, on trouve chez les mammifères quelques espèces de ces intéressants éléments. Ceux que nous avons trouvés le plus souvent sont les suivants.

A. *Cellules s'arborisant dans le deuxième et le troisième étage.* On peut ranger dans ce groupe deux types : le type géant et le type petit.

Le *type géant* est très abondant. Il correspond exactement à la variété à deux ou trois étages que nous avons décrite chez les oiseaux et les reptiles (voir les FIG. 6, *c*, PL. III, et FIG. 1, *G*, PL. V). Le corps est de forme semi-lunaire ou mitrale. De sa face supérieure partent deux, trois, ou un plus grand nombre de prolongements robustes, qui changent brusquement de direction pour s'étaler dans le quatrième étage, où ils forment un premier plexus à grosses fibres. Des branches épaisses de ce plexus horizontal, naissent à angle droit un grande nombre de fibrilles ascendantes qui, avec les ramifications terminales de celles-là, constituent dans le deuxième étage un autre plexus à fibres notablement variqueuses et serrées, FIG. 7, *f*, PL. V.

Chez les reptiles et les oiseaux, ces éléments ganglionnaires donnent naissance à un troisième système de ramifications qui s'étalent dans le troisième étage, FIG. 6, *c*, PL. III ; chez les mammifères, ce plexus intermédiaire fait défaut.

Le *type petit* est fort semblable au précédent, seulement les branches qui forment les deux plexus horizontaux sont beaucoup plus grêles et plus abondantes, FIG. 8, *i*, PL. V.

B. *Cellules ganglionnaires à trois étages.* Nous n'avons trouvé qu'une cellule de cette espèce, FIG. 7, *b*, PL. V. Elle est piriforme et de petite dimension; elle possède une tige ascendante, bientôt divisée en fines branches se disposant en trois plexus superposés, l'un dans le cinquième, l'autre dans le troisième, et le plus élevé dans le deuxième étage.

Cellules ganglionnaires diffuses. On trouve constamment dans la rétine des mammifères des corpuscules ganglionnaires, caractérisés par leur arborisation protoplasmique qui se ramifie dans toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, sans former de plexus horizontaux, FIG. 9, pl. V, *i*.

Comme le lecteur a pu le voir par notre description des cellules ganglionnaires, ces éléments offrent une grande complication de forme et de connexions. Cependant, notre exposé peut se résumer dans une formule très simple.

Chaque étage de la couche plexiforme interne reçoit l'arborisation terminale d'une espèce de corpuscules ganglionnaires, avec laquelle les panaches inférieurs des bipolaires se mettent en rapport.

En général, on doit admettre que les voies de conduction, même les plus étroites et les mieux individualisées, sont toujours représentées par un groupe de cellules bipolaires reliées à une, ou à quelques cellules ganglionnaires seulement; en effet, l'arborisation terminale de ces dernières est très volumineuse et très large comparativement à celle du prolongement descendant des bipolaires. Parmi les cellules ganglionnaires, il existe, en outre, des différences relativement à l'étendue de la ramification protoplasmique; il semble donc probable que chaque cellule ganglionnaire transmet le mouvement apporté par un groupe plus ou moins considérable de bipolaires. Les voies de transmission les plus diffuses, celles qui conduisent très probablement l'action d'un grand nombre de bipolaires, sont les cellules ganglionnaires diffuses et polystratifiées.

La multiplicité des plexus ou des surfaces de contact, au niveau de la zone plexiforme interne, est en rapport avec le nombre et la minceur des bipolaires. Il nous a paru que le nombre de ces plexus se réduit à trois dans la zone périphérique de la rétine, où la couche des bipolaires s'amincit considérablement.

Du reste, la pluralité des surfaces de contact ou des plexus horizontaux, au niveau de la zone plexiforme interne, paraît avoir pour but de rendre possible l'existence d'un grand nombre de voies de transmission assez

distinctes sur un petit espace de la rétine. Car on comprend aisément que, si la zone plexiforme interne ne possédait qu'un seul plan de contact, étant donnée la grande étendue des arborisations des deux facteurs de l'articulation nerveuse (panaches des bipolaires et ramifications aplaties des cellules ganglionnaires), les ébranlements provenant de points, même assez distants de la couche des cellules visuelles, se confondraient en un mouvement d'ensemble, et une grande partie de l'acuité de perception serait ainsi perdue.

La forme et le prolongement cylindraxil des cellules ganglionnaires de la rétine des mammifères sont connus depuis longtemps. C'est Corti (1) qui a démontré le premier la continuité de ce prolongement avec une fibre du nerf optique. Quant à l'agencement des fines branches protoplasmiques, les méthodes des coupes et de la dissociation ne permettaient pas de les dévoiler. Cependant, la disposition en plexus horizontaux dans les divers plans de la zone plexiforme interne a été déjà indiquée par Ranvier, chez les batraciens (2). En parlant de l'action que l'alcool au tiers, puis l'acide osmique, exerce sur le plexus cérébral de la rétine (zone plexiforme interne), cet auteur dit : « La substance granuleuse » qu'il contient s'est gonflée, elle est devenue plus homogène, moins » réfringente, et les fibres nerveuses comprises dans son épaisseur se » montrent alors nettement sur les coupes faites perpendiculairement à la » rétine. On peut y suivre beaucoup plus loin que dans les autres prépa- » rations le prolongement central des cellules bipolaires, le prolongement » ramifié des cellules unipolaires (spongioblastes), ainsi que les prolonge- » ments périphériques des cellules multipolaires, » *et on reconnaît que tous ces prolongements concourent à la formation d'un plexus ou plutôt d'une série de plexus parallèles à la surface, reliés entre eux par des fibrilles à direction verticale oblique.*

Toutefois, la description détaillée de cette disposition chez les vertébrés inférieurs appartient à Dogiel (3), qui s'est servi de la méthode d'Ehrlich. Chez les mammifères, il semble que E. Baquis (4) est arrivé à voir quelque chose de pareil, ainsi que cela résulte de l'examen de la figure qui accompagne son mémoire; mais il n'en donne pas de description dans le texte.

(1) Corti : Müller's Archiv, 1850, et Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. V, 1854.

(2) Ranvier : *Traité technique d'histologie*, p. 978.

(3) Dogiel : *Ueber das Verhalten der nervosen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vogel und Saugethiere;* Anat. Anzeiger, 1888, Bd III.

(4) Loc. cit., p. 369.

Cette disposition stratifiée des cellules ganglionnaires des mammifères, a été signalée tout dernièrement, et d'une manière tout à fait indépendante, par DOGIEL (1) et par nous (2). D'après DOGIEL, les cellules ganglionnaires de la rétine humaine peuvent se classer suivant trois types : 1° les cellules étalant leur arborisation protoplasmique dans la partie inférieure de la zone plexiforme (cinquième étage); 2° les cellules qui envoient leur ramification à peu près dans la région moyenne de cette zone (probablement notre troisième étage); 3° les cellules qui portent leur arborisation près de la limite externe de la couche mentionnée (notre deuxième étage).

En examinant les dessins de DOGIEL, on reconnait facilement qu'il n'est parvenu à colorer que certaines cellules ganglionnaires, car il ne mentionne ni les monostratifiées des premier et quatrième étages, ni aucune des polystratifiées. Au niveau des plans d'arborisation, DOGIEL signale l'existence d'anastomoses entre les filaments provenant des cellules du même type. D'ailleurs, cette disposition a été également supposée par W. KRAUSE (3), en ce qui concerne les cellules géantes de la rétine du veau, préalablement imprégnées par la méthode de COX. Quant à nous, il ne nous a pas été possible de constater des réseaux dans n'importe quelle partie de la rétine, bien que nous ayons observé sur des coupes horizontales des arborisations protoplasmiques de cellules ganglionnaires très belles et très complètes. Les fibres s'entrelacent et se mettent même en contact, mais l'observation avec un fort objectif en accuse toujours l'indépendance.

Y a-t-il quelque rapport entre les cellules ganglionnaires géantes et les spongioblastes géants? W. KRAUSE a constaté le fait que, chez le chat et peut-être dans toutes les classes de vertébrés, excepté les poissons, à chacune des cellules ganglionnaires géantes correspond en dessus, dans la couche des grains internes, un spongioblaste de grand volume. L'existence de cette disposition nous paraît assez probable; mais, malheureusement, ni la méthode de GOLGI, ni celle d'EHRLICH ne nous ont permis de la constater; en effet, quand les cellules ganglionnaires sont imprégnées sur une coupe, les spongioblastes ne le sont pas, et *vice versa*.

(1) DOGIEL : *Ueber die nervosen Elemente in der Retina des Menschen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.

(2) CAJAL : *Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos*; 1891.

(3) W. KRAUSE : *Die Retina* (vorläufige Mittheilung); Intern. Monatschr. f. Anat. und Physiol., Bd. VIII, Heft 9 und 10, 1891.

Couche des fibres optiques.

Fibres qui se continuent avec les cellules ganglionnaires. Les fibres de la couche du nerf optique se disposent, comme on le sait, en faisceaux divergents, qui deviennent de moins en moins volumineux, à mesure qu'ils avancent vers l'*ora serrata*. La plupart des fibres nerveuses ont une épaisseur faible ou moyenne; mais on en observe aussi, trois ou quatre par faisceau, qui sont fort volumineuses et qui se continuent avec les cellules ganglionnaires géantes.

Toutes les fibres optiques montrent, ainsi que Tartuferi l'a représenté, des varicosités ovales ou arrondies, placées de distance en distance.

La continuité d'une portion assez considérable des fibres nerveuses optiques avec les cylindre-axes des cellules ganglionnaires se reconnaît aisément soit par le bleu de méthylène, soit par le chromate d'argent (préparations obtenues par le procédé d'enroulement).

Fibres centrifuges. Elles sont extrêmement difficiles à imprégner chez les mammifères. Chez le chien, où nous avons réussi quelquefois à les colorer, elles offrent une grande finesse et montent verticalement à travers la couche plexiforme interne jusqu'à la zone des cellules amacrines, où elles se terminent au moyen d'une arborisation libre, variqueuse, à branches fines et ascendantes, qui se mettent en contact avec le corps et la tige descendante des spongioblastes, fig. 2, *j*, Pl. V.

A côté de ces fibres centrifuges, nous en avons observé d'autres, également très fines, qui venaient de la couche du nerf optique et remontaient à travers la zone plexiforme, pour devenir horizontales aux différents niveaux de cette zone. Nous ne sommes pas parvenu à observer leur terminaison; aussi en ignorons-nous la destinée, fig. 2, *m*, Pl. V. Ces fibres ne se colorent pas par le bleu de méthylène; c'est seulement par le procédé de la double imprégnation au chromate d'argent que nous avons réussi quelquefois à les mettre en évidence.

Névroglie.

Les éléments de soutènement de la rétine sont de deux espèces : des *fibres de* Müller ou cellules épithéliales et des *cellules en araignée* ou névrogliques proprement dites.

Fibres de Müller. Elles sont bien connues des auteurs, grâce à leur facile dissociation soit dans l'alcool au tiers, soit dans le mélange de Schiefferdecker. Le chromate d'argent les imprègne très souvent, trop souvent même; car fréquemment leur coloration empêche l'observation des autres éléments. Cependant, on peut constater une certaine différence dans la manière de se comporter des cellules nerveuses et des fibres de Müller vis-à-vis du réactif. Lorsque ces dernières se colorent bien, les corpuscules et les fibres nerveuses ne s'imprègnent pas ou s'imprègnent fort incomplétement.

La disposition des cellules épithéliales diffère à peine de celle qu'affectent les mêmes éléments chez les batraciens et les téléostéens. Nous ajouterons seulement : 1° que les expansions lamelleuses destinées à la zone des corps des cellules visuelles entourent complétement ceux-ci, empêchant toute communication ou transmission du courant dans le sens transversal; 2° qu'au niveau de la zone plexiforme externe les expansions manquent, ou sont insignifiantes, ce qui donne toute facilité aux rapports par contiguïté entre les fibres siégeant dans cette couche; 3° qu'au niveau des grains internes, les ailerons ou lames protoplasmiques des cellules épithéliales sont assez courtes et n'isolent qu'imparfaitement les cellules bipolaires et les corpuscules amacrines; 4° que les expansions collatérales qui s'engagent dans la zone plexiforme interne sont très fines, granuleuses et comme frisées; elles se terminent librement en ménageant des fentes horizontales pour loger les plexus parallèles des cellules ganglionnaires et amacrines; 5° que les expansions destinées à la couche ganglionnaire sont courtes, grossières, et ressemblent souvent à des épaississements irréguliers. Comme dans d'autres classes de vertébrés, le pied des cellules épithéliales est souvent bifurqué, pour donner passage à un faisceau nerveux. Les divisions en deux ou même en trois pieds terminaux deviennent très fréquentes lorsqu'on approche de la papille, où la couche des fibres optiques possède le *maximum* de développement. A côté des expansions ordinaires, il n'est pas rare d'en trouver quelques-unes qui naissent du protoplasme entourant le noyau et s'engagent dans la zone plexiforme interne pour s'y terminer librement, fig. 5, *a*, Pl. VI.

Cellules en araignée. Quand on examine une préparation de la rétine colorée au carmin ou à l'hématoxyline, on constate dans la zone des fibres optiques çà et là certains noyaux ovales ou arrondis entourés d'un protoplasme

granuleux. La ressemblance de ces éléments avec ceux qui siègent entre les faisceaux du nerf optique milite en faveur de l'opinion émise par Schwalbe (1), Golgi et Manfredi (2), Borysiekiewicz (3), etc., d'après laquelle il s'agirait ici de véritables cellules de névroglie.

L'imprégnation de ces éléments par le chromate d'argent confirme complétement cette assertion, et permet d'ajouter quelques détails que les méthodes anciennes ne parviennent pas à révéler.

On peut classer les cellules névrogliques, suivant leur place, en cellules de la couche ganglionnaire et en cellules de la zone des fibres optiques.

Les premières possèdent un corps triangulaire, arrondi ou semi-lunaire, fig. **12**, *i*, Pl. VI. De leur face supérieure part très souvent un filament ou un faisceau de filaments verticaux très fins, qui se perdent dans le tiers inférieur de la couche plexiforme ; tandis que de leur face inférieure naissent deux ou trois faisceaux de fibrilles délicates, dont la plupart suivent la direction même des fibres optiques et se terminent parmi ces dernières.

Les corpuscules névrogliques des fibres optiques, fig. **12**, *f*, *h*, *j*, Pl. VI, présentent une grande variété de formes. En général, ceux qui résident dans le voisinage de la membrane limitante interne sont triangulaires et se caractérisent par le fait que la plupart de leurs expansions émanent d'une tige protoplasmique tournée en dehors; tandis que ceux qui sont placés entre les faisceaux de fibres nerveuses sont étoilés et fournissent des expansions dans toutes les directions, mais plus particulièrement dans le sens des faisceaux mentionnés, fig. **12**, Pl. VI, *j*.

Les filaments névrogliques sont très longs, minces, granuleux; ils se montrent colorés en café clair, et d'ordinaire, près de leur origine, ils sont associés en faisceaux fort serrés. Parfois, quelques prolongements partant de la face externe des corpuscules névrogliques gagnent la zone plexiforme et s'y ramifient à plusieurs reprises, fig. **12**, Pl. VI, *h*.

Il n'est pas rare de voir le protoplasme de ces cellules s'étendre en lamelles unissantes à contour concave parmi les appendices ou les faisceaux de fibrilles, disposition qui semble avoir été déjà observée par Golgi et Manfredi sur des préparations faites par les méthodes anciennes.

---

(1) Schwalbe : Handbuch von Graefe und Saemisch; p. 301.

(1) Golgi et Manfredi : *Anotatione histoligiche sulla retina del cavallo*; Accad. d. med. di Torino, 9 Agosto 1872.

(3) Borysiekiewicz : Loc. cit., p. 12

Le nerf optique, imprégné par le chromate d'argent, montre de véritables cellules en araignée, ainsi que LEBER (1), SCHWALBE (2) et PETRONE (3) l'ont prouvé à l'aide de différentes méthodes. Ces cellules se caractérisent surtout par leur volume considérable et par la longueur très remarquable de leurs expansions. Il y a lieu aussi de distinguer parmi elles deux types cellulaires : des cellules placées dans l'épaisseur du nerf optique et des cellules siégeant au niveau de la papille.

Les premières sont étoilées et possèdent des prolongements fort robustes, ramifiés à plusieurs reprises. Les fibrilles très longues qui en résultent forment des faisceaux transversaux qui séparent complétement les paquets de fibres optiques, et constituent autour de ces derniers un treillis d'une grande richesse et d'une complication extraordinaire.

Les secondes sont petites, irrégulières, à prolongements fins et très rapprochés, dont la plupart sont tournés en avant. Les corpuscules qui touchent la surface limitante de la papille ressemblent entièrement aux corpuscules antérieurs de la couche des fibres optiques.

Comme nous l'avons exposé dans d'autres chapitres, les cellules en araignée se montrent dans le nerf optique de tous les vertébrés. Il est à remarquer que les expansions de ces éléments deviennent de plus en plus épaisses et lamelleuses au fur et à mesure que l'on descend dans l'échelle animale.

Fovea centralis.

Nos recherches sur la structure de la fossette centrale de la rétine ne sont pas encore terminées. Néanmoins nous allons exposer sommairement les résultats que nous avons obtenus jusqu'ici chez les passereaux (verdier, moineau, pinson, etc.) et les reptiles (caméléon), animaux les plus propres, à notre avis, pour résoudre un problème aussi intéressant.

Passereaux (4).

Couches des cellules visuelles. Au niveau de la fossette centrale et autour d'elle, on ne trouve que des cônes, qui sont plus longs et plus

(1) LEBER : Arch für Ophthal., Bd. XIV, Abt. 2, p. 169.

(2) SCHWALBE : Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch, Bd. I. 1874.

(3) PETRONE : *Sur la structure des nerfs cérébro-rachidiens;* Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. V, Heft 1, 1888.

(4) La *fovea centralis* des oiseaux a été découverte et bien décrite par H. MÜLLER : *Ueber das ausdehnte Vorkommen einer den gelben Fleck der Retina entsprechenden Stelle bei Thieren*; Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. II, 1861; et *Ueber das Vorhandensein zweier Foveæ in der Netzhaut vieler Vogelaugen;* Zehender's klin. Monatsbl., 1863.

fins que dans les autres régions de la rétine, FIG. 16, *a*, PL. VI. L'endroit où l'article externe de ces éléments s'unit à l'article interne montre souvent un renflement arrondi, correspondant à la présence d'une boule colorée.

Couche des corps des cellules visuelles. Cette zone offre une épaisseur très notable et se compose de plusieurs rangées de corps de cônes. La plupart des noyaux sont accumulés dans la moitié inférieure de cette couche; la moitié supérieure est occupée principalement par les fibres ascendantes des corps des cônes. Ces fibres sont droites dans la partie centrale de la fossette, FIG. 16, *c*, PL. VI, mais dans les régions latérales, elles suivent une direction très oblique, *d*, en traçant souvent près de la membrane limitante une courbe à concavité externe. Les fibres descendantes des cônes, une fois arrivées à la zone plexiforme externe, se terminent au moyen d'un renflement conique ou ellipsoïde, volumineux, dépourvu de filaments basilaires, FIG. 16, PL. VI, *f*, ou munis de quelques filaments très courts et comme rudimentaires. Ces renflements sont placés sur deux couches.

Couche des cellules bipolaires. Elle atteint une épaisseur beaucoup plus grande que dans les autres régions de la rétine à cause du nombre extraordinaire des cellules bipolaires et des spongioblastes qu'elle renferme.

Les cellules bipolaires suivent dans la partie centrale de la fossette une direction verticale; mais à mesure qu'elles occupent une position plus excentrique, elles deviennent de plus en plus obliques, FIG. 16, *h*, PL. VI. Cette inclinaison, bien connue des auteurs qui ont étudié la *fovea* chez les diverses espèces de vertébrés (MÜLLER, SCHULTZE, KUHNT, KRAUSE, CHIEWITZ, etc.), constitue un des caractères les plus importants de cette région rétinienne. Elle se maintient sur une surface de quelques millimètres carrés.

Le corps des bipolaires siège dans la portion inférieure de la zone des grains internes en dessus des spongioblastes. Son *prolongement ascendant* arrive à la couche plexiforme externe, où il se résout en une arborisation aplatie, minuscule, tout à fait rudimentaire, FIG. 16, PL. VI, *g*, et dont la brièveté ne lui permet d'autre connexion qu'avec un renflement basilaire de cône. Dans la région centrale de la fossette, l'arborisation est souvent remplacée par une nodosité qui touche la face inférieure d'un pied de cône; parfois cette nodosité envoie un court filament ascendant qui longe le côté du pied. On ne trouve pas de massue de LANDOLT; du moins nous n'en avons pas imprégné. Le *prolongement descendant* des bipolaires, une fois arrivé à la zone plexiforme interne, traverse verticalement cette couche et s'y termine par une arborisation variqueuse peu étendue,

située au-dessous du quatrième étage. Nous ignorons si les bipolaires siégeant dans la partie la plus mince de la *fovea* se comportent de la même manière, parce que nous n'avons pas encore eu la fortune de colorer leurs prolongements descendants.

Les cellules amacrines des côtés de la fossette, les seules qui apparaissent dans nos préparations, sont très abondantes et se distinguent par la petitesse relative des arborisations qu'elles fournissent à la zone plexiforme interne. Dans le voisinage de la *fovea*, ces arborisations s'étagent en un nombre considérable de plexus, sept au moins.

Couche des cellules ganglionnaires. Nous n'avons pas réussi à imprégner les cellules ganglionnaires dans la partie centrale de la fossette; mais elles se colorent très bien sur les côtés de cette dernière. Le caractère le plus important de ces cellules est la petitesse de leurs panaches ascendants étalés dans les divers étages de la couche plexiforme. Les cellules que nous avons observées jusqu'ici appartiennent exclusivement à la variété monostratifiée, FIG. 16, PL. VI, *j*, *l*.

Caméléon.

La fossette centrale de ce reptile, déjà étudiée par H. MÜLLER (1), est très apparente et très favorable pour l'étude de l'agencement de ses éléments. Elle est entourée d'un fort épaississement rétinien, où l'on obtient des colorations très démonstratives des corpuscules visuels (2).

Couche des cellules visuelles. Les cônes, les seuls éléments constitutifs de cette couche, possèdent une ténuité et une longueur notables. Dans la partie centrale de la fossette, les segments internes ont la même épaisseur que les externes. Les cellules pigmentaires acquièrent un grand développement et entourent complétement les cônes. Les expansions lamelleuses qui naissent de la membrane limitante offrent aussi une longueur considérable.

Couche des corps des cellules visuelles. Cette zone présente une épaisseur énorme, surtout dans les environs de la fossette, FIG. 15, PL. VI. Elle peut se diviser en deux sous-zones : la *sous-zone externe* qui renferme presque exclusivement le corps des cônes et ses noyaux; et la *sous-zone interne*, d'une largeur plus grande, qui contient les fibres descendantes de ces corps.

(1) H MÜLLER : *Ueber das Auge des Chamæleon*; Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. III, 1862.

(2) Pendant l'impression de ce travail, nous avons reçu une brochure de W. KRAUSE : *Die Retina der Reptilien* (Fortsetzung); Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. X, H. 2, 1892, où l'on trouve une excellente étude de la rétine du caméléon. Bien que ce savant ait employé d'autres méthodes de recherches, les résultats qu'il a obtenus concordent sur plusieurs points avec les nôtres.

Au niveau de la sous-zone externe, les fibres des cônes sont presque verticales, ou un peu obliques; mais, une fois qu'elles atteignent la sous-zone interne, elles deviennent fortement variqueuses, et prennent un cours si oblique que leur ensemble donne l'impression d'une couche de fibres nerveuses horizontales. Cette inclinaison se maintient sur toute l'étendue de la rétine; elle s'exagère même dans les zones plus périphériques. Les renflements terminaux des fibres des cônes sont petits et manquent d'expansions basilaires, FIG. 15, PL. VI; ils sont disposés dans deux étages de la couche plexiforme externe, où ils se mettent en contact avec deux autres rangées de panaches provenant des cellules bipolaires.

Cellules bipolaires. Elles sont très minces et très nombreuses, surtout sur les côtés de la fossette centrale. Au niveau de la partie la plus profonde de celle-ci, leur cours est vertical et flexueux, FIG. 15, PL. VI, *c*; tandis que sur les bords de la *fovea*, ainsi que dans les environs, leur direction est de plus en plus oblique et rayonnante. Cependant cette obliquité n'est pas aussi prononcée que celle du corps des cônes.

Le *prolongement supérieur* des cellules bipolaires se termine dans la couche plexiforme externe au moyen d'une arborisation extraordinairement petite, qui est appliquée d'une façon intime à la base d'un renflement de cône, FIG. 15, PL. VI, *e*. A quelque distance de la *fovea*, ces arborisations gagnent progressivement en étendue et embrassent des renflements de deux ou trois fibres de cône. Comme nous l'avons dit plus haut, les panaches des cellules bipolaires se disposent dans deux étages, afin de se mettre en rapport avec les deux séries de renflements terminaux des cônes. Dans les endroits un peu éloignés de la fossette, les renflements basilaires des cônes sont déjà munis de prolongements latéraux très courts et rayonnants.

Le *prolongement inférieur* des bipolaires se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne, suivant le mode ordinaire, au moyen d'arborisations collatérales et terminales, d'une étendue très restreinte.

Les cellules amacrines et ganglionnaires sont très abondantes au niveau des bords de la *fovea*; elles se distinguent aussi par la petitesse de leurs arborisations terminales. Néanmoins, cette réduction du volume des ramifications protoplasmiques de ces deux espèces d'éléments n'est jamais aussi notable que celle qu'on observe dans le renflement des cônes et le panache ascendant des bipolaires. Comme nous le verrons bientôt, ce fait a une certaine importance, car il explique le phénomène un peu étrange à première vue de l'obliquité des cellules visuelles et des corpuscules bipolaires.

Dans les cellules épithéliales nous avons relevé deux faits de quelque intérêt. Le premier, c'est que la division en ramilles descendantes (panache terminal), au lieu de se faire au niveau de la limite externe de la zone plexiforme interne, s'effectue à la hauteur de la zone plexiforme interne, FIG. 15, PL. VI. Le second, c'est que le corps de la cellule épithéliale se bifurque dans la moitié externe de la couche du corps des cellules visuelles. L'une des branches prend un cours oblique ou horizontal et marche dans la direction des fibres descendantes des cônes sur une étendue vraiment énorme, pour devenir ensuite verticale et se décomposer en un panache descendant, FIG. 15, *g*. Dans la région centrale de la fossette, de même que sur les côtés, la branche de la fibre de MÜLLER est plus courte et moins oblique, car elle suit toujours la direction des prolongements descendants des grains externes.

En résumé, la fossette centrale des oiseaux et des reptiles se caractérise par la ténuité des cônes, par la petitesse des arborisations ascendantes des bipolaires et par l'absence d'appendices basilaires dans le renflement terminal des grains externes. L'impression reçue par les cônes conserve son individualité lors de son passage à travers la couche des grains internes, parce que le renflement terminal des cônes se met seulement en contact avec un panache très minuscule des cellules bipolaires.

La diminution du diamètre des cônes, c'est-à-dire l'accroissement du nombre des cellules visuelles dans l'unité de surface rétinienne, explique toutes les modifications que présentent les autres couches, surtout dans le voisinage de la *fovea*, à savoir : l'épaisseur considérable de la zone des grains externes; l'augmentation du nombre des bipolaires; la petitesse relative de celles-ci, et les dimensions très notables des couches des cellules amacrines et ganglionnaires.

L'obliquité des cellules visuelles et des corpuscules bipolaires tient à deux conditions : d'abord, à l'atrophie ou à l'absence complète des spongioblastes et des cellules ganglionnaires dans le fond de la *fovea*; et ensuite, et c'est la cause la plus importante, à ce fait que, une certaine surface de contact étant nécessaire entre les bipolaires et les cellules ganglionnaires (plexus concentriques de la zone plexiforme interne), il fallait profiter pour ces rapports non seulement des bords de la fossette, mais encore des régions immédiates de celle-ci. Plus les cônes sont minces et nombreux et plus grande doit être la zone rétinienne, dans laquelle s'étendent soit les fibres rayonnantes des cônes provenant de la région de la *fovea centralis*, soit les cellules

bipolaires qui s'y rattachent. Car, ainsi que nous l'avons dit plus haut, la réduction des surfaces d'articulation au niveau de la zone plexiforme interne est bien moins considérable que celle qui a lieu dans la couche plexiforme externe entre les panaches des bipolaires et les renflements basilaires des cônes.

Bien que nos recherches soient encore très incomplètes, nous croyons pouvoir affirmer que la *fovea* de l'homme et des mammifères est construite d'après le plan que nous venons d'exposer. Dans la rétine humaine, l'obliquité des fibres des cônes se montre très exagérée, et l'on constate très nettement l'existence des deux sous-zones des grains externes, comme chez le caméléon.

Développement des cellules rétiniennes.

Le développement de la rétine a été spécialement étudié par plusieurs auteurs, notamment par BABUCHIN (1), LÖWE (2), OGNEFF (3), BELLONCI (4), KOGANEÏ (5) et H. CHIEVITZ (6).

Nos recherches sur cette question ne sont pas encore achevées. Aussi nous bornerons nous ici à indiquer sommairement les résultats que l'on obtient avec la méthode de GOLGI, concernant les métamorphoses des fibres de MÜLLER et de quelques cellules nerveuses.

Nos observations ont porté sur les embryons de la souris, du lapin, du veau et de la poule. Nous n'avons pu étudier la rétine que depuis l'époque où les couches plexiforme interne et ganglionnaire se montrent déjà différenciées ; car nos essais d'imprégnation à des stades plus précoces, au moment, par exemple, où les couches des grains se continuent sans ligne de démarcation avec la couche ganglionnaire, n'ont pas été jusqu'ici couronnés de succès.

Cellules épithéliales. Dans les rétines très jeunes, FIG. 1, *d*, PL. VII, les cellules de soutènement se colorent d'une façon exclusive et se montrent

(1) BABUCHIN : *Beitrage zur Entwickelung des Auges, bes. der Retina* ; Würzb. naturwiss. Zeitschr., Bd. IV, 1863

(2) LÖWE : *Die Histogenese der Retina* ; Arch. f. mikros. Anat., Bd XV, 1878.

(3) OGNEFF : *Histiogenese der Retina* ; Medic. Centralb., n° 35, 1881.

(4) BELLONCI : *Contribution à l'histogénèse de la couche moléculaire interne de la rétine* ; Arch. italien. de Biologie, t. III, 1883.

(5) KOGANEÏ : *Untersuchungen über die Histiogenese der Retina* ; Arch. f. mikros. Anat, Bd. XXIII, 1884.

(6) CHIEVITZ : *Die Area und Fovea centralis retinæ beim menschlichen Fœtus*, Internat. Monatschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. IV, 1887.

sous une forme qui rappelle complétement celle des corpuscules épithéliaux de la moelle fœtale. Elles sont allongées, fusiformes, possèdent un corps ovoïde, qui renferme le noyau, et deux expansions grêles, une ascendante et une descendante, qui se terminent à la surface rétinienne au moyen de renflements coniques. Ce fait que la rétine embryonnaire contient des cellules fusiformes, dont les prolongements atteignent les deux faces de la membrane, a été déjà signalé par Babuchin.

Les corps des fibres de Müller, et par conséquent leurs noyaux, siègent, de prime abord, dans toute l'épaisseur de la rétine, sauf dans les couches des cellules ganglionnaires et des fibres optiques, fig. 1, Pl. VII; mais au fur et à mesure que la membrane croît en épaisseur et que la différenciation anatomique augmente, les noyaux émigrent vers la partie centrale de la rétine, la future couche des grains internes, dans le voisinage de la zone plexiforme interne, pour s'y fixer définitivement, fig. 3, Pl. VII.

A mesure que le développement des fibres de Müller progresse, leurs contours deviennent irréguliers et leurs extrémités antérieures, d'abord simples, peuvent se bifurquer, et reproduisent ainsi, mais sous une forme moins compliquée, les panaches périphériques des cellules radiales ou épithéliales du cerveau fœtal, fig. 2, *f*, Pl. VII.

Ultérieurement, les cellules épithéliales augmentent de grosseur; sur leurs prolongements central et périphérique naissent des expansions lamelleuses; et leur extrémité externe, transformée en une lamelle aplatie, émet de fins filaments qui pénètrent entre les cellules visuelles en voie de formation. Chez les embryons d'oiseau, où nous avons étudié particulièrement cette phase, on remarque que les lamelles latérales des fibres de Müller commencent au niveau des spongioblastes, et que, au niveau des grains externes, la formation lamelleuse est précédée de la production d'un amas protoplasmique arrondi ou ovale, sorte de matériel de réserve destiné à se transformer en prolongements latéraux, fig. 3, *a*, Pl. VII.

Nous avons constaté, chez les embryons de poulet et de lézard, un fait intéressant relativement au mode d'apparition des divisions terminales du prolongement profond des fibres de Müller. Comme on le sait, chez ces animaux, ces fibres se divisent, au niveau de la zone des cellules amacrines, en un paquet de fibrilles descendantes qui se terminent dans la membrane limitante interne au moyen d'épaississements coniques. Chez les embryons, cette division en fibrilles commence dans la couche des cellules ganglionnaires, et se continue plus tard, par une espèce de fendillement longitudinal, jusqu'à la zone des spongioblastes.

Couche des cellules ganglionnaires et des fibres optiques. Ces couches sont les premières qui se différencient chez les embryons très jeunes, ainsi que l'ont fait remarquer les auteurs, notamment Kölliker (1) et Chievitz (2). C'est seulement après qu'elles sont formées que la zone plexiforme interne apparait.

Nous sommes parvenu à colorer les cellules ganglionnaires chez un embryon de souris de 15 millimètres, où cette dernière couche n'était pas encore développée, fig. 1, Pl. VII. On y observe d'abord que ces éléments siègent encore à une grande distance de la couche des fibres optiques, et qu'ils ne sont pas disposés en couche régulière. Leur forme, dans les éléments les plus jeunes, rappelle complétement celle des *névroblastes* de His (3), c'est-à-dire qu'ils sont piriformes, et leur pédicule descendant se continue avec une fibre du nerf optique, fig. 1, *a*, Pl. VII. Les cellules ganglionnaires plus développées montrent déjà quelques expansions protoplasmiques rudimentaires, pouvant se diviser en ascendantes et descendantes. Les premières partent de la face supérieure du corps et, après avoir divergé et s'être dichotomisées, se terminent dans la zone susjacente au moyen de varicosités très épaisses. Les secondes, au nombre de une, deux ou trois, naissent tantôt de la portion inférieure des corps, tantôt de la base du prolongement nerveux, et se rendent dans la couche des fibres optiques, où elles se terminent librement, fig. 1, *g*, Pl. VII.

Ultérieurement, les expansions supérieures se divisent à plusieurs reprises, comme on peut le voir dans la fig. 2, *e*, Pl. VII, et donnent naissance à une arborisation compliquée et horizontale; tandis que les prolongements descendants, après s'être insinués quelque temps au milieu des fibres optiques, s'atrophient et finissent par disparaitre.

On voit donc, que le développement des branches protoplasmiques a lieu dans la rétine à peu près de la même manière que dans la moelle épinière de l'embryon du poulet, où von Lenhossèck (4) et nous-même (5) avons réussi à suivre toutes les phases du développement des névroblastes de His.

(1) Kölliker : *Embryologie de l'homme et des animaux vertébrés*, 1882, édition française, p. 717.

(2) Loc. cit., p. 205 et suivantes.

(3) His : *Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark*; Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, 1887.

(4) von Lenhosseck : *Zur Kenntniss der Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo*; Arch. f. Anat. u Physiol., anat. Abtheil., 1890.

(5) Cajal : *A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet?*; Anat. Anzeiger, 1890.

Les fibres des nerfs optiques se colorent très aisément dans les rétines embryonnaires et peuvent être facilement poursuivies jusque dans l'épaisseur de ce nerf. Mais, malheureusement, nous ne sommes pas encore parvenu à les imprégner dans des stades plus jeunes de leur développement, alors qu'elles sont en voie d'accroissement. Nous ne pouvons donc prendre position dans la discusion engagée depuis longtemps entre W. Müller (1) qui soutient l'opinion que les fibres optiques s'accroissent dans le pédicule de la vésicule oculaire à partir de la rétine, et M. His (2), Kölliker (3) et d'autres qui admettent un accroissement en sens contraire, c'est-à-dire du cerveau à la vésicule oculaire. Si sur un sujet aussi difficile l'on pouvait conclure par analogie, nous affirmerions volontiers que ces deux opinions peuvent se soutenir. D'après les nouvelles doctrines de His sur l'accroissement des cylindre-axes des névroblastes, et les récentes découvertes sur la terminaison des fibres nerveuses, il semble tout naturel d'admettre que les fibres rétiniennes qui naissent des cellules ganglionnaires s'accroissent d'une façon centripète, tandis que les fibres dont l'origine se trouve dans les centres optiques s'accroissent dans une direction centrifuge.

La fig. 4, Pl. VII, représente une coupe antéro-postérieure de l'œil d'un embryon de souris. On y remarque en *B* un pli rétinien très notable, sur lequel Kölliker a déjà insisté, et dont les fibres de Müller apparaissent très flexueuses et épaissies. Les prismes du cristallin se colorent souvent par le chromate d'argent, et montrent des contours âpres, bien qu'ils soient toujours dépourvus de filaments unissants. Plusieurs prismes centraux manquent déjà de noyau.

Nos observations sont encore fort incomplètes sur les autres couches de la rétine. Nous allons en dire cependant quelques mots.

Les *cellules amacrines* apparaissent en même temps que les cellules ganglionnaires et le développement de leur panache inférieur marque la formation de la zone plexiforme interne. Les fibres de l'arborisation terminale sont courtes, grossières et fort variqueuses; elles sont associées aux ramilles du panache ascendant des corpuscules ganglionnaires. Chez le poulet, à partir du quatorzième jour de l'incubation, les spongioblastes nerveux sont complétement différenciés, fig. 3, *u*, et l'on reconnaît déjà les divers types de cellules amacrines.

(1) W. Müller : *Ueber Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere*; Leipzig. 1875, aus der Festschrift zu Ludwig's Jubiläum.

(2) His : *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes*; Leipzig, 1868

(3) Kölliker : Loc. cit., p. 709.

Quant aux *cellules bipolaires*, elles apparaissent très distinctement chez les embryons de poulet à partir du treizième jour de l'incubation, FIG. 3, *m*. Seulement, les panaches supérieur et inférieur se montrent encore très courts et comme granuleux ; la massue de LANDOLT possède une grosseur relativement considérable.

Dans la rétine des embryons plus jeunes, par exemple dans celle qui est représentée dans la FIG. 1, PL. VII, et qui provient d'un embryon de souris de quinze millimètres, il n'est pas possible de distinguer les cellules bipolaires des corps des cellules visuelles, et même des fibres de MÜLLER imparfaitement imprégnées. Cependant nous sommes disposé à croire que les cellules bipolaires sont représentées par certains corpuscules fusiformes, placés à des niveaux différents de la moitié externe de la rétine, et caractérisés par le fait que leur expansion descendante est courte et se termine au moyen d'une varicosité, FIG. 2, *b*, PL. VII. Le prolongement externe atteint la membrane limitante. Mais, hâtons-nous de le dire, la couche des grains externes et la couche plexiforme externe n'étant pas encore différenciées, nous ne pouvons avoir une certitude complète sur l'identité de ces éléments avec les cellules bipolaires, d'autant plus qu'ils semblent posséder les mêmes propriétés que certains autres éléments qui siègent très près de la membrane limitante externe et qui pourraient bien représenter des cellules visuelles rudimentaires ou les *cellules proliférantes* de KOGANEÏ et CHIEVITZ, FIG. 2, *g*, PL. VII.

Nos recherches sont encore très peu précises *sur les cônes et les bâtonnets*, ainsi que sur leurs grains. Chez l'embryon de lapin nouveau-né, la couche des grains externes apparaît déjà formée, FIG. 12, PL. VII ; elle se trouve séparée de la zone des grains internes par la zone plexiforme externe, et elle renferme deux espèces de grains ; ceux qui offrent une seule expansion ascendante, et ceux qui présentent deux expansions, une ascendante et une descendante. Cette dernière se termine dans la couche plexiforme externe au moyen d'un renflement libre fort irrégulier. Nous croyons que tous ces grains appartiennent aux bâtonnets, les corps des cônes ne s'étant pas colorés par le chromate d'argent.

Dans la rétine du poulet au treizième ou quatorzième jour de l'incubation, les grains externes sont déjà formés, et on y observe même les deux variétés de fibres des cônes : les fibres droites et les fibres obliques, FIG. 3, *e*, PL. VII. Les cônes et les bâtonnets proprement dits sont représentés,

ainsi que l'ont noté Kölliker, Babuchin, Chievitz, etc., par des excroissances hyalines, très courtes, des extrémités périphériques des fibres des grains. Ces excroissances ne se colorent pas par le chromate d'argent.

Les *cellules horizontales* se colorent très bien dans la rétine du lapin nouveau-né, fig. 12, Pl. VII. Elles ont une forme semi-lunaire, et possèdent deux épaisses expansions horizontales qui se ramifient dans le sein de la zone plexiforme externe. On peut déjà distinguer deux types cellulaires : des cellules avec un prolongement protoplasmique descendant, et des cellules munies exclusivement d'expansions horizontales. Ces dernières sont les plus nombreuses et, dans les coupes horizontales de la rétine, elles forment un réseau à mailles étroites au moyen des contacts intimes de leurs prolongements protoplasmiques.

En étudiant l'évolution de la rétine et celle des centres nerveux, nous nous sommes posé très souvent cette question : quelles sont les causes mécaniques de l'accroissement des fibres nerveuses et du pouvoir merveilleux qu'ont les expansions nerveuses venant d'éléments éloignés de se mettre en contact, sans erreurs ni détours, avec certains corpuscules nerveux, mésodermiques ou épithéliaux?

His (1) s'est occupé de cet important problème, et d'après ses vues, la disposition des cellules épithéliales des centres et celle des obstacles (os, cartilages, membranes conjonctives, etc.), qui se trouvent sur le chemin des nerfs en voie d'accroissement, entreraient pour une grande part dans le phénomène : les cylindre-axes des névroblastes marcheraient toujours, soit dans la moelle, soit dans les tissus mésodermiques, dans le sens de la moindre résistance.

Sans nier l'importance des influences mécaniques, surtout dans le phénomène de la pénétration le long du pédicule optique des fibres nerveuses qui proviennent tant du cerveau que de la rétine, nous croyons que l'on pourrait aussi admettre des conditions analogues à celles qui entrent en jeu dans le phénomène appelé par Pfeffer *Chimiotaxie* (2), et dont l'influence a été constatée pour les leucocytes par Massart et Bordet (3), Gabritchewsky (4),

---

(1) His : *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln, etc*, 1886, et *Zur Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo*; Abhand. d math.-phys Class. d. Königl. Sächs. Gesellsch. d Wissensch., 1888

(2) Pfeffer : Untersuchungen aus d bot. Institute in Tübingen; Vol I. p. 363.

(3) Massart et Bordet : Annales de l'Institut Pasteur, 1891, p. 417.

(4) Gabritchewsky : Annales de l'Institut Pasteur, 1890, p. 346.

Buchner (1) et Metchnikoff (2). Ce dernier savant explique même par la chimiotaxie le fait si singulier de la réunion des pointes d'accroissement des vaisseaux embryonnaires.

Si l'on admet la sensibilité chimiotaxique dans les névroblastes, on doit supposer que ces éléments sont doués de mouvements amiboïdes, et qu'ils sont excitables par les substances sécrétées par certaines cellules nerveuses, épithéliales ou mésodermiques. Les expansions des névroblastes s'orienteraient dans le sens des courants chimiques, et iraient à la rencontre des corpuscules sécréteurs.

La première de ces deux propriétés est parfaitement établie par les belles recherches de His et par les nôtres sur le mode d'accroissement des éléments des ganglions rachidiens. Ces éléments, d'abord bipolaires chez tous les vertébrés, deviennent ensuite unipolaires chez les batraciens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères, par suite de la formation, aux dépens du corps cellulaire, d'un pédicule de plus en plus long, et par suite de ce fait que le protoplasme qui entoure le noyau émigre vers la périphérie du ganglion.

Nous avons découvert un phénomène analogue dans les grains du cervelet; d'abord bipolaires et placés près de la surface de celui-ci, ils deviennent unipolaires en allongeant et déplacant leurs corps à travers la zone moléculaire jusqu'à la zone des grains profonds. C'est seulement alors que naissent les expansions protoplasmiques (3).

Quant à la propriété chimiotaxique, il est impossible de la constater actuellement par des observations ou des expériences directes. En la supposant certaine, elle n'agirait toutefois pas de la même manière dans la croissance de toutes les expansions nerveuses. Il faudrait distinguer plusieurs cas : 1° le déplacement des corps cellulaires; 2° la croissance des cylindre-axes vers certains corpuscules; 3° la croissance réciproque des expansions des cellules nerveuses associées; 4° la croissance dans des directions différentes des prolongements protoplasmiques et du cylindre-axe d'une même cellule, etc.

Déplacement des corps cellulaires. La migration des corps cellulaires, sans changement important du siège des cylindre-axes, s'observe dans plusieurs cellules nerveuses embryonnaires de la moelle, et surtout, comme

(1) Buchner : Berliner klinische Wochenschrift, 1890, nr 47

(2) Metchnikoff : *Leçons sur la Pathologie comparée de l'inflammation*, Paris, 1892

(3) Cette opinion est mentionnée par mon frère dans son mémoire : *El encéfalo de los reptiles*; Trabajo del laboratorio de histologia de la Universidad de Zaragoza. 1891, p. 30.

nous l'avons dit plus haut, dans les grains primordiaux du cervelet et les corps des cellules ganglionnaires sensitives. Dans ces cas, il faudrait admettre soit une chimiotaxie positive vers les régions où se dirigent les corps cellulaires, soit une chimiotaxie négative pour les matières produites au niveau des prolongements nerveux, ce qui obligerait les cellules à fuir les cylindre-axes jusqu'à la rencontre d'un obstacle mécanique : membrane connective des ganglions, faisceaux de la substance blanche dans le cervelet, etc.

Croissance des cylindre-axes sensitifs et moteurs. L'accroissement centrifuge des fibres nerveuses vers les corpuscules épithéliaux, les fibres musculaires, etc., est très difficile à expliquer, même en supposant la chimiotaxie, à cause des distances vraiment énormes qu'ont à parcourir les cylindre-axes. Il faut supposer d'abord l'influence des obstacles préétablis et des lieux de moindre résistance (doctrine de His); la chimiotaxie entrerait en jeu seulement en dernier lieu, lorsque les fibres nerveuses abordent les territoires où se trouvent les cellules qui doivent recevoir l'arborisation terminale. Les substances attirantes seraient sécrétées par les cellules épithéliales, glandulaires, musculaires, etc. (1)

Croissance réciproque des cellules nerveuses associées. Dans les éléments dont les arborisations tendent à se rencontrer en formant des couples de plexus, on pourrait imaginer une chimiotaxie positive réciproque et croisée. Cela expliquerait pourquoi les pieds des cônes et des bâtonnets arrivent à se mettre en contact avec les panaches ascendants de certaines bipolaires, et pourquoi les arborisations des cellules ganglionnaires vont exclusivement se mettre en relation avec les panaches inférieurs de quelques spongioblastes. On comprendrait même le fait de l'apparition simultanée des branches protoplasmiques des éléments accouplés.

---

(1) Après avoir envoyé à l'impression le manuscrit de ce travail, nous avons reçu (30 novembre 1892) une brochure très intéressante de Strasser (*Alte und neue Probleme der entwickelungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems*; Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., 1892.) traitant également de l'accroissement des nerfs vers les muscles et les organes sensitifs. D'après l'auteur, la cause du processus résiderait dans des phénomènes électro-moteurs. Sous l'influence d'un état électro-négatif du myotome, les névroblastes seraient excités et leur pôle externe (côté du cylindre-axe) s'électriserait positivement. L'accroissement des cylindre-axes vers les plaques musculaires serait la conséquence de l'attraction électrique dans le sens de la plus grande différence de potentiel. Nous exposerons et discuterons cette hypothèse dans un autre travail.

Croissance dans des directions différentes des prolongements protoplasmiques et nerveux. Citons comme exemple les cellules de PURKINJE. D'abord, ces cellules sont piriformes n'ayant plus que l'expansion nerveuse descendante; c'est alors qu'elles subissent peut-être l'influence attirante de quelque substance sécrétée dans les centres où va se terminer cette expansion. Le prolongement cylindraxile, une fois arrivé à son terme, demeure en repos, *chimiotaxie indifférente.* De plus, le corps cellulaire est le siège d'une chimiotaxie positive vers les substances produites au niveau des fibrilles parallèles de la couche moléculaire en voie de formation. Sous cette influence se forme l'arborisation protoplasmique, dont l'orientation et le nombre des rameaux secondaires gardent un certain rapport avec la direction et le nombre des fibrilles parallèles.

Le rôle hypothétique joué par les cellules épithéliales et leurs membranes limitantes dans ce processus serait, peut-être, celui de servir à diriger les mouvements amiboïdes, afin d'empêcher que les prolongements cellulaires ne poussent aveuglément en ligne droite vers la source chimiotaxique, au lieu de suivre des directions plus convenables à la construction anatomique des parties. C'est ainsi que l'on conçoit le fait que les cylindre-axes provenant des cellules ganglionnaires de la rétine, sollicités vers certains éléments des centres, ne tombent pas dans l'intérieur de l'œil, la limitante interne leur servant de barrière contentive. On ne saurait pas attribuer aux fibres de MÜLLER une influence plus directe dans la morphologie et la direction des corpuscules nerveux; en effet, lorsque celles-là émettent leurs expansions lamelleuses, destinées à former des loges cellulaires et le stroma des couches plexiformes, les corpuscules et les fibres nerveuses rétiniennes sont déjà complétement différenciés.

Cette théorie est également applicable aux autres centres nerveux. Ainsi, dans le cerveau, c'est pendant cette première étape des cellules épithéliales qu'on pourrait attribuer à celles-ci quelque influence sur la morphologie des pyramides. Car la disposition en fuseau des cellules de l'épendyme, bien connue actuellement par les travaux de MAGINI, FALZACAPPA, CAJAL et RETZIUS, ainsi que la direction rayonnante des prolongements périphériques s'insérant dans la *pia mater*, pourrait influencer en quelque chose (à part la chimiotaxie) l'orientation et l'accroissement vers la surface cérébrale de la tige protoplasmique des pyramides. Une circonstance qui tend encore à prouver cette influence mécanique, c'est que la ramification périphérique de l'extrémité externe des corpuscules épithéliaux possède la même forme et la même position et apparait en même temps que le panache terminal (dans la

première couche cérébrale) de la tige périphérique des pyramides. Par contre, l'apparition des collatérales, tant nerveuses que protoplasmiques, ainsi que la direction des cylindre-axes des cellules d'association et commissurales, ne s'explique pas, étant données la forme et l'orientation des cellules épithéliales du cerveau. De toutes manières, c'est un fait très significatif que les cellules épithéliales embryonnaires des centres (moelle, corne d'Ammon, cervelet, cerveau, lobe optique, etc.) aient toujours la même orientation que les cellules nerveuses primordiales.

Nous ne voulons pas insister davantage sur la valeur de la doctrine chimiotaxique, appliquée à l'explication de l'accroissement des expansions des cellules nerveuses. Ce que nous en avons dit suffit pour comprendre qu'en admettant, outre l'influence mécanique du tissu connectif, intra- et extra-nerveux, l'existence dans les névroblastes d'une sensibilité chimiotaxique, soit positive, soit négative à l'égard de certains éléments, on peut se rendre compte, dans une certaine mesure, du phénomène énigmatique de la morphologie de quelques cellules nerveuses, et du fait non moins obscur des rapports de contiguïté qui s'établissent entre des éléments placés à de grandes distances.

Cette hypothèse, du reste, n'a pas la prétention de tout expliquer; car elle-même présuppose l'existence de certaines conditions préalables chimiques et morphologiques tout à fait inexplicables, par exemple : la distribution première des cellules épithéliales et conjonctives servant de freins et de barrières à l'accroissement dans certaines directions; la production, dans des parties différentes des centres, de substances attirantes ou repoussantes, d'après des lois préétablies; la suspension ou la transformation de l'état chimiotaxique de chaque élément à des époques déterminées, etc. On peut dire que cette théorie éloigne la difficulté sans cependant parvenir à la résoudre. En la supposant exacte, elle nous révèle quelques conditions secondaires du processus de l'accroissement nerveux; mais les conditions premières, qui se confondent avec les causes de l'évolution cellulaire elle-même, restent et resteront pendant de longs siècles dans l'obscurité la plus complète.

D'ailleurs, si faible que soit une hypothèse scientifique, elle est toujours préférable à l'absence de toute explication. C'est pourquoi, malgré les objections qu'on pourrait lui faire, nous croyons qu'elle mérite d'être provisoirement accueillie. Peut-être trouvera-t-on dans les recherches entreprises pour l'appuyer ou la rejeter les bases d'une théorie plus solide du phénomène énigmatique de l'accroissement des expansions nerveuses.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1. Les cellules nerveuses, les cellules épithéliales, les cônes et les bâtonnets de la rétine de tous les vertébrés sont des éléments complétement indépendants, des véritables *névrones* de Waldeyer.

2. La transmission des actions nerveuses a lieu au moyen d'articulations ou de contacts entre les expansions des divers éléments rétiniens. Les contacts s'établissent quelquefois entre les expansions de deux éléments placés à l'opposite; mais d'ordinaire, les rapports s'étendent à un plus grand nombre d'éléments. Par exemple, le panache ascendant d'une cellule bipolaire destinée aux cônes se met en contact avec quelques pieds terminaux de ceux-ci, et chaque pied de cône peut entrer en relation avec des fibres provenant de plusieurs cellules bipolaires.

3. Les bâtonnets des téléostéens, des oiseaux nocturnes et des mammifères possèdent un caractère commun : la terminaison au moyen d'une nodosité plus ou moins arrondie dans l'étage externe de la zone plexiforme. Mais les bâtonnets des oiseaux diurnes et des batraciens se terminent au moyen d'un pied conique hérissé de filaments horizontaux.

4. A côté des cônes droits ou ordinaires, on trouve, chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, des cellules visuelles à fibre descendante oblique, dont le renflement basilaire siège dans un plan plus profond que celui des autres pieds des cellules visuelles.

5. Chez les poissons téléostéens et les mammifères, il existe deux espèces de cellules bipolaires : des bipolaires destinées aux bâtonnets, dont le panache est vertical et se met en connexion avec les sphérules basilaires de ceux-ci ; et des bipolaires destinées aux cônes, dont le panache est aplati, siège dans un plan plus profond, et entre en rapport spécialement avec les éminences basilaires et les fibrilles terminales des cônes.

6. Les dimensions relatives des panaches supérieurs des bipolaires, destinées soit aux bâtonnets, soit aux cônes, sont très variables; ce qui donne lieu à ce fait que certaines bipolaires transmettent l'excitation d'un grand nombre de cellules visuelles, tandis que d'autres la reçoivent d'un petit nombre.

7. Il y a un rapport entre le volume et le nombre des cellules horizontales d'une part, et la ténuité et l'abondance des bâtonnets de l'autre. Ainsi, chez les mammifères et les téléostéens, où les bâtonnets sont très grêles et très nombreux, les cellules horizontales acquièrent un dévelop-

pement extraordinaire. Le contraire s'observe chez les reptiles, les batraciens et les oiseaux, où les bàtonnets manquent (reptiles) ou sont peu nombreux.

8. Étant données la disposition et les connexions des cellules horizontales externes et internes, on peut supposer qu'elles servent à mettre en rapport certains groupes de bàtonnets avec certains autres groupes qui siègent à une distance plus ou moins considérable. Elles peuvent avoir, en outre, une activité fonctionnelle propre, actuellement inconnue.

9. Les deux espèces de spongioblastes décrits par Dogiel existent dans la rétine des batraciens, des reptiles et des oiseaux (spongioblastes à cylindre-axe qui se continue avec une fibre du nerf optique et spongioblastes dépourvus de prolongement nerveux ou cellules amacrines). Chez les mammifères et les téléostéens, nous n'avons trouvé que des cellules amacrines.

10. Les cellules amacrines peuvent se classer en trois groupes d'après la forme de leur panache terminal : les cellules dont le panache aplati et rayonnant semble formé de fibrilles nerveuses très longues; les cellules dont le panache plus épais et plus court paraît constitué par des expansions protoplasmiques très flexueuses et variqueuses; enfin, les cellules dont le panache présente seulement quelques grosses branches, ayant l'apparence de tiges protoplasmiques.

Les deux premières espèces de cellules amacrines se rencontrent dans tous les étages de la zone plexiforme interne. La dernière espèce, de taille géante, se trouve seulement dans quelques étages, à moins qu'ailleurs elles ne s'imprègnent que rarement.

11. La zone plexiforme interne paraît constituée chez tous les vertébrés par quatre, cinq, ou un plus grand nombre de plexus superposés, au niveau desquels s'entrelacent les arborisations terminales des cellules amacrines, les panaches terminaux des cellules bipolaires et les ramifications terminales des cellules ganglionnaires. Le nombre des plexus est toujours en proportion du nombre et de la petitesse des cellules bipolaires.

12. Le rôle joué par les cellules amacrines est actuellement indéterminable; on peut affirmer seulement qu'elles doivent exercer quelque action sur les panaches des cellules ganglionnaires, et peut-être sur ceux des cellules bipolaires. Cette action pourrait prendre naissance dans les centres nerveux et se communiquer aux corps des cellules amacrines au moyen des ramifications terminales des fibres centrifuges.

13. Chez les mammifères, et peut-être aussi chez tous les vertébrés, la zone plexiforme interne contient, à des niveaux différents, des cellules horizontales amacrines.

14. Chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, les cellules bipolaires fournissent souvent des arborisations collatérales aux divers étages de la zone plexiforme interne. Chez les téléostéens et chez les mammifères, cette disposition ne se retrouve pas dans les cellules bipolaires à panache ascendant ou destiné aux bâtonnets, et elle est très exceptionnelle dans les cellules bipolaires destinées aux cônes.

15. Chez les mammifères et les téléostéens, les arborisations inférieures des cellules bipolaires destinées aux bâtonnets touchent pour la plupart la face supérieure des cellules ganglionnaires.

16. Chaque cellule ganglionnaire de la rétine des mammifères a une représentation dynamique différente d'après sa forme, son étendue et le nombre des étages où elle fournit des arborisations terminales. On doit distinguer ici différents cas : 1° des cellules monostratifiées, petites, qui se mettent en rapport avec quelques cellules bipolaires appartenant au même étage ; 2° des cellules monostratifiées, grandes, entrant en relation avec un grand nombre de cellules bipolaires du même étage ; 3° des cellules polystratifiées, grandes ou petites, qui conduisent l'ébranlement des cellules bipolaires appartenant à deux ou trois étages ; 4° des cellules diffuses se trouvant en connexion avec des cellules bipolaires qui siègent sur tous ou sur la plupart des étages de la zone plexiforme. Nous ne sommes pas en mesure de décider s'il n'existerait pas aussi des cellules ganglionnaires en connexion exclusive avec des spongioblastes.

17. Étant donné que l'arborisation terminale inférieure des cellules bipolaires est fort petite en comparaison de celle des cellules ganglionnaires, il s'ensuit que même les cellules ganglionnaires plus petites et monostratifiées amènent aux centres les impressions apportées par un nombre relativement considérable de cellules bipolaires. Et comme ces dernières à leur tour recueillent, au moyen de leurs panaches ascendants, les ébranlements produits par un grand nombre de cellules visuelles, il en résulte que l'impression lumineuse se concentre de plus en plus à mesure qu'elle traverse la rétine.

18. Étant donné que certaines cellules ganglionnaires reçoivent par leurs corps l'insertion des panaches des bipolaires destinées aux bâtonnets, et qu'il est probable qu'elles entrent en rapport aussi, au moyen de l'arbori-

sation terminale, avec les panaches de quelques cellules bipolaires destinées aux cônes, on doit en conclure que ces cellules ganglionnaires transmettent les deux espèces de mouvements spécifiques : celui de la couleur et celui de l'impression simple de lumière. Nous croyons cependant fort probable qu'il existe aussi des cellules ganglionnaires monostratifiées se trouvant en connexion exclusive, soit avec des cellules bipolaires destinées aux cônes, soit avec des cellules bipolaires destinées aux bâtonnets. D'ailleurs, c'est un point encore très obscur qui demande de nouvelles recherches.

19. Le mouvement engendré dans les cônes et les bâtonnets marche au travers de la rétine de la même manière que l'ébranlement produit dans toutes les surfaces sensorielles, c'est-à-dire qu'il est recueilli par des expansions protoplasmiques, conduit par des cylindre-axes (direction cellulifuge) et fixé par les arborisations terminales de ces derniers. C'est là la confirmation de la polarité dynamique des corpuscules nerveux imaginée par VAN GEHUCHTEN (1) et par nous (2). Pour rendre cette théorie appliquable à la rétine, il faut que nous considérions la fibre descendante des cellules bipolaires comme un véritable cylindre-axe, et les fibres du panache supérieur comme des prolongements protoplasmiques, ce qui, d'après les propriétés morphologiques de ces éléments, semble tout naturel. Il y aurait donc, dans l'épaisseur de la rétine et sur l'itinéraire du mouvement visuel, deux embranchements ou articulations : l'un placé au niveau de la zone plexiforme externe, l'autre siégeant dans les divers étages de la couche plexiforme interne.

La loi de la polarité fonctionnelle pourrait même se maintenir pour les spongioblastes, si nous acceptons que leur corps reçoit par des fibres centrifuges une certaine activité qui prendrait naissance dans les centres nerveux. Alors la tige descendante des amacrines et ses ramilles terminales doivent être considérées, malgré leur aspect variable, comme de nature fonctionnelle, en leur supposant un courant cellulifuge, qui agirait sur les panaches horizontaux des cellules ganglionnaires.

20. Au point de vue morphologique, les cellules nerveuses de la rétine doivent être divisées en quatre espèces : 1° des cellules névro-épithéliales (cônes et bâtonnets); 2° des cellules à cylindre-axe court (corpuscules bipolaires, cellules horizontales); 3° des cellules à cylindre-axe long (cellules ganglionnaires, spongioblastes nerveux); 4° des cellules amacrines,

(1) VAN GEHUCHTEN : *La moelle et le cervelet*; La Cellule, t. VII, 1891.

(2) CAJAL : *Significacion fisiologica de las espansiones protoplasmaticas y nerviosas, etc.*; Rev. de ciencias med. de Barcelona, 1891.

ou dépourvues de prolongement fonctionnel différencié, c'est-à-dire des éléments comparables aux grains du bulbe olfactif et encore mieux aux cellules monopolaires des invertébrés (RETZIUS, LENHOSSÈCK, etc.).

21. La place des éléments rétiniens peut varier dans certaines limites, sans changement dans les rapports des expansions protoplasmiques ou nerveuses. Ainsi on observe : 1° des corps de cône déplacés (téléostéens), où le noyau des cônes réside en dehors de la membrane limitante ; 2° des bipolaires déplacées (batraciens, reptiles, etc.); 3° des cellules ganglionnaires déplacées (spongioblastes nerveux de DOGIEL, quelques cellules ganglionnaires des reptiles placées dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne, etc.); 4° des amacrines déplacées (celles qui siègent au milieu de cette zone).

22. La rétine de tous les vertébrés contient des cellules épithéliales essentiellement identiques. Leur rôle semble être, non seulement de soutenir les éléments nerveux, mais encore d'isoler les corps et les tiges protoplasmiques, afin d'empêcher la communication horizontale des courants au niveau des couches des grains. Les appendices des cellules épithéliales manquent ou deviennent très fins dans les couches où s'effectuent les connexions nerveuses (zones plexiformes).

23. Le nerf optique, et peut-être aussi la couche des fibres optiques de tous les vertébrés, renferme des cellules en araignée. Ces dernières constituent probablement un appareil mauvais conducteur des courants, de même que les cellules épithéliales, car elles se trouvent toujours en abondance au milieu des fibres nerveuses, écartant celles-ci et empêchant les contacts longitudinaux.

24. En résumé, la rétine est un organe dont la structure montre une unité admirable chez tous les vertébrés. La construction ne semble pas se perfectionner en s'élevant dans l'échelle des vertébrés ; elle montre plutôt des modifications portant surtout sur les cônes et les bâtonnets, suivant la spécialité du sens visuel de chaque animal. Il y a une plus grande analogie entre la rétine des mammifères et celle des téléostéens qu'entre la rétine des mammifères et celle des oiseaux ou des reptiles.

25. La *fovea centralis* se distingue des autres régions de la rétine par l'existence, dans l'unité de surface, d'un plus grand nombre de cônes, par la ténuité de ceux-ci, et par le fait que chaque renflement basilaire de cône se met exclusivement en contact avec un panache de cellule bipolaire.

Le manque de réduction, ou la réduction insuffisante, de l'étendue des deux surfaces de l'articulation nerveuse protoplasmique de la couche plexi-

forme (panaches inférieurs des bipolaires et panaches supérieurs des cellules ganglionnaires) au niveau de la fossette, joint à la multiplicité des cônes de celle-ci, explique les modifications de structure qui s'observent dans la région périfovéale, à savoir : l'obliquité de la fibre des cônes et des prolongements des bipolaires, l'épaisseur considérable des couches des grains internes et externes, etc.

Madrid, le 21 *novembre* 1892.

EXPLICATION DES PLANCHES.

*La plupart de nos figures ont été dessinées à la chambre claire d'*ABBE *avec l'objectif C de* ZEISS. *Nous avons reproduit dans les figures de grande étendue des cellules prises dans différentes coupes de la rétine du même animal.*

PLANCHE I.

FIG. **1**. Coupe verticale de la rétine d'un percide, *Box salpa.*

A, couche des cellules visuelles; *B*, membrane limitante externe; *C*, couche des corps des cellules visuelles; *D*, couche plexiforme externe; *E*, couche des grains internes; *F*, couche plexiforme interne; *G*, couche des cellules ganglionnaires; *H*, couche des fibres du nerf optique.

a, cône; *b*, article interne des bâtonnets; *c*, sphérule terminale d'une fibre de bâtonnet; *d*, grosse cellule bipolaire, destinée aux bâtonnets; *e*, cellule bipolaire mince ou destinée aux cônes; *f*, pied terminal d'une cellule bipolaire destinée aux bâtonnets; *j*, panache ascendant de ces cellules; *g*, arborisation inférieure d'une petite cellule bipolaire.

FIG. **2**. Coupe verticale de la rétine du *Cyprinus carpio* — Méthode de la double imprégnation.

a, cellules horizontales externes; *b*, cellules horizontales intermédiaires; *c*, cylindre-axe horizontal de ces éléments; *d*, sphérule inférieure d'une fibre de bâtonnet; *e*, cellules horizontales externes ou fusiformes; *f* et *g*, autres cellules appartenant à la même variété; *h*, fibre fine, d'apparence nerveuse, se continuant avec un appendice épais d'une cellule fusiforme.

A, cellule amacrine à filaments multiples qui s'étalent dans les deux premiers étages de la couche plexiforme interne; *B*, spongioblaste ou cellule amacrine qui fournit des ramilles au cinquième étage; *C*, cellule amacrine volumineuse qui donne des branches au premier et au quatrième étage; *D*, cellule amacrine située dans la couche plexiforme et dont les branches semblent s'étaler dans les troisième et cinquième étages; *E*, cellules ganglionnaires obliques.

FIG. **3**. Une cellule amacrine d'un percide, *Box salpa*, vue de plan; on y observe les fibrilles rayonnantes, semblables à des cylindre-axes, qui marchent en direction horizontale, au niveau d'un étage de la couche plexiforme interne.

FIG. **4**. Cellules spéciales étoilées qui siègent dans la couche des grains internes. *Box salpa.*

A, couche plexiforme externe; *B*, couche plexiforme interne; *a*, *b*, *d*, corps cellulaires; *e*, expansions descendantes; *f*, fibrilles d'apparence nerveuse se ramifiant

dans la zone plexiforme externe; *g*, fibrilles nerveuses ascendantes d'origine inconnue; *h*, terminaison inférieure des prolongements descendants les plus longs.

FIG. 5. Cellules amacrines ou spongioblastes de la rétine du *Cyprinus carpio*.

A et *B*, cellules amacrines du premier étage; *C* et *J*, cellules amacrines se ramifiant dans le deuxième étage; *D* et *E*, cellules amacrines destinées au troisième étage; *H*, *F* et *O*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *I* et *G*, cellules amacrines destinées au cinquième étage; *M* et *L*, cellules amacrines diffuses à panache descendant, s'accumulant spécialement dans le cinquième étage; *N*, cellule amacrine diffuse, dont le panache oblique se distribue particulièrement dans les quatrième et cinquième étages.

FIG. 6. Cellules ganglionnaires de la rétine du *Cyprinus carpio*.

A, cellule ganglionnaire diffuse; *B*, cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage; *C*, *D* et *F*, cellules monostratifiées destinées au quatrième étage; *H* et *J*, cellules monostratifiées du troisième étage; *I* et *L*, cellules monostratifiées du deuxième étage; *M*, cellule ganglionnaire géante destinée au premier étage; *E*, cellule ganglionnaire bistratifiée; *a*, spongioblaste qui émet des branches collatérales dans le premier étage et des rameaux terminaux dans le cinquième.

PLANCHE II.

Éléments de la rétine de la grenouille colorés par le chromate d'argent (imprégnation double).

FIG. 1. *a*, cellule bipolaire dont le prolongement descendant émet trois arborisations superposées; *b*, cellule bipolaire déplacée; *c*, cellule bipolaire pourvue d'une seule arborisation inférieure qui s'étale dans le cinquième étage (*g*); *f*, cellule bipolaire à panache supérieur très ample; *e*, cellule horizontale en brosse; *d*, cellule bipolaire qui fournit des arborisations inférieures au premier et au second étage.

FIG. 2. *a*, corps des cônes; *b*, corps des bâtonnets ordinaires; *c*, corps de bâtonnet oblique; c_2, corps de bâtonnets obliques dont la fibre descendante se termine en pointe sans renflement; *d*, fibre très longue provenant d'un bâtonnet oblique; *f*, cellule bipolaire déplacée; *g*, massues de Landolt; *h*, cellule bipolaire grosse ou externe; *i*, cellule bipolaire avec trois arborisations inférieures; *j*, grosse cellule bipolaire; *r*, spongioblaste diffus; *s*, spongioblaste nerveux de Dogiel.

FIG. 3. - *a*, corps de cône très épais; *b*, corps de bâtonnet; *c*, corps de bâtonnet en massue; *d*, bâtonnets jumeaux; *e*, petite cellule horizontale; *f*, fibre qui ressemble à un cylindre-axe; *g*, grosse cellule horizontale avec des branches digitiformes; *h*, *i*, fibrilles ascendantes, se ramifiant dans la couche plexiforme externe; *j*, cellule bipolaire grosse ou externe; *A*, cellule amacrine destinée au premier étage; *B*, spongioblaste nerveux; *C*, *E*, cellules amacrines rayonnantes destinées au second étage; *D*, cellule amacrine à panache flexueux destinée au second étage; *F*, *H*, cellules amacrines destinées au troisième étage; *L*, *N*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *M*, cellule amacrine destinée au cinquième étage; *O*, *J*, cellules amacrines diffuses; *G*, cellule amacrine bistratifiée.

FIG. 4. *a*, cellule ganglionnaire polystratifiée; *b*, *f*, cellules ganglionnaires destinées au second étage; *d*, cellule ganglionnaire destinée au premier étage; *c*, cellule ganglionnaire à panache granuleux destinée au quatrième étage; *e*, cellule ganglionnaire à panache diffus et très délicat; *g*, radiations fibrillaires bistratifiées provenant peut-être d'une cellule ganglionnaire; *h*, radiation fibrillaire descendante, partant probablement d'une cellule amacrine rayonnante.

FIG. 5. *a*, article interne d'un bâtonnet ordinaire; *b*, article externe portant des bandes transversales noires; *d*, bâtonnets en massue à pédicule filiforme; *e*, bâtonnets en massue à pédicule conique et plus épais, dont les noyaux (*h*) siègent en dessous de la limitante externe; *i*, corps de cône.

FIG. 6. Cellules ganglionnaires : *a*, cellule géante arborisée dans le second étage; *b*, cellule ganglionnaire à panache diffus; *c*, cellule ganglionnaire géante et bistratifiée (second et quatrième étage); *d*, cellule ganglionnaire tristratifiée; *f*, *g*, cellules ganglionnaires bistratifiées, moyennes et petites; *e*, cellule ganglionnaire à panache granuleux destinée au quatrième étage; *h*, *k*, fibres nerveuses qui semblent pénétrer dans la zone plexiforme interne.

PLANCHE III.

Toutes les figures de cette planche représentent des éléments de la rétine du Lacerta viridis.

FIG. 1. Coupe perpendiculaire de la rétine colorée par la méthode de Golgi (double imprégnation) : *a*, corps de cône placé près de la membrane limitante externe; *b*, corps plus allongé et situé dans la région intermédiaire des grains externes; *c*, fibre oblique de cône; *d*, cônes jumeaux; *e*, corps de cône présentant des bandes claires transversales; *p*, cellules bipolaires externes ou grosses; *o*, cellules bipolaires internes ou grêles; *s*, massue de Landolt; *r*, prolongement descendant d'une cellule bipolaire, qui présente des arborisations collatérales; *q*, arborisation terminale placée en dessus des cellules ganglionnaires.

FIG. 2. Quelques renflements terminaux des fibres descendantes des cônes, vus par leur face inférieure : *a*, fibrilles basilaires qui se terminent par une nodosité très délicate.

FIG. 3. Coupe transversale de la rétine colorée au carmin de Grenacher : *a*, couche des cônes; *b*, noyaux des cônes; *c*, noyaux des cellules bipolaires déplacées; *d*, renflements basilaires des cônes; *e*, cellule horizontale en brosse; *f*, cellule amacrine géante; *g*, *h*, *i*, *j*, étages de la zone plexiforme paraissant plus granuleux que le reste de la couche; le second (*g*) et le troisième étage paraissent plus développés que les autres; *s*, *t*, noyaux appartenant probablement à des cellules amacrines déplacées.

FIG. 4. Couche plexiforme interne et cellules amacrines : *a*, cellule amacrine non stratifiée; *b*, cellule amacrine rayonnante destinée au troisième étage; *c*, cellule amacrine à panache flexueux destinée au cinquième étage; *e*, cellule amacrine géante destinée au second étage, et présentant la particularité que ses branches, d'abord

grosses, deviennent fines comme des cylindre-axes; *f*, cellule amacrine rayonnante destinée au premier étage; *g*, cellule amacrine rayonnante destinée au troisième étage; *h*, cellule amacrine à panache flexueux destinée au quatrième étage; *i*, cellule amacrine non stratifiée pourvue de prolongements multiples; *j*, cellule ganglionnaire déplacée; *m*, fibre fine provenant de la cellule amacrine géante *e*.

FIG. 5. *a*, cellule amacrine non stratifiée; *b*, *c*, cellules amacrines à panache flexueux destiné au second étage; *d*, cellule amacrine rayonnante destinée au cinquième étage; *e*, spongioblaste nerveux; *f*, cellule amacrine volumineuse destinée au troisième étage; *g*, cellule amacrine dont les branches fines semblent se ramifier dans le premier et le cinquième étage; *h*, cellule amacrine rayonnante destinée au second étage; *A*, *B*, deux cellules ganglionnaires à panache extraordinairement délicat et riche; *C*, cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage; *D*, cellule ganglionnaire dont les fines branches ascendantes se rendent au premier étage.

FIG. 6. Cellules ganglionnaires appartenant à des variétés différentes : *A*, cellule ganglionnaire géante et à ramification diffuse; *B*, cellule ganglionnaire horizontale dont la plupart des branches semblent se perdre dans le cinquième étage; *C*, cellule ganglionnaire polystratifiée qui forme des plexus dans le second, le troisième et le quatrième étage; *D* et *F*, deux cellules ganglionnaires à panache granuleux destiné au quatrième étage; *E*, cellule ganglionnaire à panache délicat qui remplit le troisième, le quatrième et la moitié supérieure du cinquième étage; *G*, cellule ganglionnaire dont les branches se rendent au premier étage; *H*, autre cellule ganglionnaire semblable à celle représentée en *C*, mais de moindre dimension.

FIG. 7. *f*, *h*, *i*, *g*, divers types de cellules bipolaires déplacées; *j*, cellule horizontale en brosse munie d'un cylindre-axe fin; *m*, cellule horizontale étoilée pourvue d'un cylindre-axe *K* (cette cellule a été colorée au bleu de méthylène); *n*, spongioblaste mitral de grande taille, coloré par le bleu de méthylène; *t*, *t*, fibrilles collatérales d'une fibre du nerf optique; ces fibres ont été imprégnées dans la rétine d'un embryon de *Lacerta agilis*.

PLANCHE IV.

FIG. 1. Cellule amacrine rayonnante de la rétine du lézard, sur une coupe horizontale de la couche plexiforme interne : *a*, corps cellulaire piriforme; *b*, bout granuleux d'une ramille rayonnante.

FIG. 2. Cellule amacrine géante du lézard, sur une coupe horizontale de la rétine : *a*, corps cellulaire; *b*, ramilles fines ressemblant à des cylindre-axes; cette cellule appartient à l'espèce que nous avons représentée en *e*, FIG. 4, PL. III.

FIG. 3. Cellule ganglionnaire du lézard vue de face sur une coupe horizontale de la rétine : *a*, corps cellulaire; *b*, ramilles variqueuses se terminant librement; *c*, cylindre-axe qui se continue avec une fibre de la couche des fibres optiques.

FIG. 4 Filaments basilaires qui émanent des renflements terminaux des corps des cellules visuelles de la poule, sur une coupe horizontale de la rétine : *a*, face inférieure d'un renflement de cône; *b*, face inférieure d'un renflement de bâtonnet.

FIG. 5. Cellule horizontale en brosse de la rétine de la poule, vue sur une coupe horizontale : *a*, corps cellulaire et expansions protoplasmiques; *b*, cylindre-axe horizontal; *c*, arborisation terminale.

FIG. 6. Cellules visuelles et corpuscules horizontaux de la rétine du coq d'Inde : *a*, cône à fibre descendante très longue et très oblique; *e*, ramilles collatérales de cette fibre; *b*, cône droit; *c*, bâtonnet; *d*, cônes jumeaux; *f*, *g*, cellules horizontales aplaties; *h*, cellule horizontale en brosse; *j*, arborisation terminale d'un cylindre-axe.

FIG. 7. Cellules horizontales aplaties de la rétine de la poule, vues sur des coupes horizontales : *a*, cellules : *b*, cylindre-axe.

FIG. 8. Cellules nerveuses de la rétine de la poule : *a*, bâtonnet; *b*, cône droit; *c*, cône infléchi; *d*, cône dont le renflement terminal siège en dessous de la couche plexiforme; *e*, *f*, cônes jumeaux; *h*, cônes à prolongements basilaires qui descendent en faisceaux; *i*, cellules horizontales en brosse; *j*, cellules horizontales aplaties; *g*, arborisation terminale d'un cylindre-axe provenant d'une cellule horizontale en brosse; *k*, autre arborisation terminale semblable; *o*, *p*, *q*, bipolaires minces; *l*, massue de Landolt : *n*, bipolaire grosse ou externe; *s*, arborisations terminales des cellules bipolaires; *t*. arborisation s'étalant en deux plans très rapprochés; *A*, petite cellule amacrine destinée au premier étage; *B*. cellule amacrine de la même espèce, mais d'un volume très réduit; *C*, autre cellule amacrine plus volumineuse; *D*, *F*, cellules amacrines à panache serré destiné au deuxième étage; *E*, cellule amacrine rayonnante destinée au deuxième étage; *J*, *K*, cellules amacrines à panache flexueux destiné au troisième étage; *M*, cellule amacrine géante destinée au troisième étage; *N*, *H*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *I*, cellule amacrine rayonnante destinée au cinquième étage; *G*, *L*, cellules amacrines non stratifiées. Les numéros d'ordre indiquent les étages de la couche plexiforme.

FIG. 9. Corpuscules visuels de la rétine de verdier : *a*, bâtonnet; *b*, cône dont le renflement terminal siège dans la moitié externe de la couche plexiforme; *c*, cône dont le renflement paraît situé dans un plan plus profond; *d*, cône oblique; *e*, panache fibrillaire des bâtonnets.

FIG 10. Cellules visuelles et bipolaires de la rétine du verdier : *a*, bâtonnet; *b*, cône dont le renflement touche le panache supérieur d'une cellule bipolaire; *d*, cellule bipolaire à panache aplati; *c*, cellule bipolaire à panache plus grand et dont les filaments montent jusqu'au niveau des renflements des bâtonnets.

PLANCHE V.

Toutes les figures représentent des éléments de la rétine des mammifères, excepté la première qui reproduit quelques cellules nerveuses de la rétine de la poule.

FIG. 1. *A*, cellule ganglionnaire destinée au premier étage; *B*, cellule ganglionnaire destinée au second étage; *C*. petites cellules ganglionnaires, à panache granuleux, qui s'étale dans le quatrième étage; *D*, cellule multipolaire destinée au second étage; *E*, cellule formant deux plexus horizontaux, l'un situé en dessous du quatrième

étage, l'autre dans le troisième; *F*, petite cellule formant deux plexus fins, l'un dans le second, l'autre dans le quatrième étage; *G*, cellule géante constituant trois plexus dans le second, le troisième et le quatrième étage; *J*, cellule formant un plexus très fin destiné au troisième étage; *K*, cellule destinée au quatrième étage, et qui entrelace les ramilles de son panache supérieur avec les branches terminales d'une cellule amacrine destinée au même étage; *a*, fibres centrifuges; *b*, autre fibre centrifuge, dont la portion terminale se dirige horizontalement en dessus de la zone plexiforme interne.

FIG. **2**. Coupe de la rétine du chien adulte : *a*, fibre de cône; *b*, corps et fibre de bâtonnet; *c*, cellule bipolaire, à panache ascendant destiné aux bâtonnets; *e*, cellule bipolaire à panache aplati destiné aux cônes; *f*, cellule bipolaire géante à panache aplati; *h*, cellule amacrine diffuse, dont la plupart des ramilles variqueuses siègent en dessus des cellules ganglionnaires; *i*, fibrilles nerveuses ascendantes; *j*, fibres centrifuges; *g* et *g*[1], cellules spéciales s'imprégnant très rarement; *n*, cellule ganglionnaire qui reçoit le panache terminal d'une cellule bipolaire destinée aux bâtonnets; *m*, fibrille nerveuse se perdant dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne; *p*, fibres nerveuses de la couche des fibres optiques.

FIG. **3**. Cellules horizontales de la rétine du chien adulte : *A*, cellule horizontale externe; *B*, cellule horizontale interne de grande taille et dépourvue d'expansions protoplasmiques descendantes; *C*, autre cellule horizontale interne de dimension plus réduite; *a*, cylindre-axe horizontal.

FIG. **4**. Corpuscules nerveux de la rétine du bœuf : *a*, cellule bipolaire à panache ascendant; *b*, cellule bipolaire à panache supérieur aplati destiné aux cônes; *c*, *d*, *e*, cellules bipolaires de la même espèce, mais dont le panache inférieur siège dans des étages plus externes; *g*, cellule bipolaire à panache aplati et de dimension énorme; *f*, autre cellule bipolaire à panache supérieur géant, mais dont la ramification du prolongement descendant offre certaine irrégularité; *h*, corpuscules ovoïdes siégeant en dehors de la couche plexiforme externe; *i*, cellule amacrine siégeant dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne au niveau du second étage; *j*, cellule amacrine siégeant dans le troisième étage; *m*, autre cellule amacrine dont les branches semblent se perdre dans le troisième et le cinquième étage.

FIG. **5**. Un cylindre-axe horizontal de la couche plexiforme externe : *a*, arborisation terminale vue de côté; *b*, fibre nerveuse.

FIG. **6**. Une autre arborisation terminale du même genre.

FIG. **7**. Éléments nerveux de la rétine du bœuf obtenus par la méthode de l'imprégnation double au chromate d'argent : *A*, cellule amacrine semi-lunaire dont les branches de longueur énorme longent le premier étage; *B*, cellule amacrine grosse et à branches épaisses qui s'étalent dans le second étage; *F*, autre cellule amacrine plus petite destinée au second étage; *D*, cellule amacrine à panache rayonnant destiné au troisième étage; *G*, *H*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *E*, cellule amacrine de grande taille destinée au cinquième étage; *C*, cellule amacrine spéciale à branches très minces qui s'étalent de préférence dans le premier et le

cinquième étage; *a*, petite cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage; *b*, cellule ganglionnaire dont les branches constituent trois plexus superposés; *c*, cellule ganglionnaire de petite dimension, dont les branches s'arborisent dans le premier étage; *d*, cellule ganglionnaire de taille moyenne dont les branches se rendent au quatrième étage; *f*, cellule ganglionnaire très semblable aux cellules polystratifiées (à trois étages) des reptiles et des oiseaux, dont les branches constituent deux plexus, un dans le quatrième, l'autre dans le second étage; *e*, cellule ganglionnaire géante destinée au troisième étage.

FIG. 8. Cellules amacrines et ganglionnaires de la rétine du chien : *A*, cellule amacrine rayonnante destinée au premier étage et à une partie du second; *B*, cellule amacrine géante destinée au troisième étage; *G* et *C*, cellules amacrines rayonnantes destinées au second étage; *F*, petite cellule amacrine destinée au troisième étage; *E*, cellule amacrine destinée au quatrième étage; *D*, cellule amacrine non stratifiée; *a*, cellule ganglionnaire dont le panache supérieur s'étale dans le second étage; *b*, cellule géante destinée au second étage; *d*, cellule ganglionnaire destinée au cinquième étage; *e*, petite cellule ganglionnaire dont le panache se rend au quatrième étage; *f*, cellule ganglionnaire de taille moyenne, s'arborisant dans le premier et une partie du second étage; *g*, cellule s'arborisant dans le troisième et une partie du quatrième étage; *i* cellule bistratifiée.

FIG. 9. Cellules ganglionnaires de la rétine du chien : *a*, cellule ganglionnaire géante qui étale son panache dans le premier étage et une partie du second; *b*, cellule ganglionnaire de petite dimension dont les prolongements multiples se perdent dans le cinquième étage; *c*, cellule géante dont le panache semble se placer de préférence dans le second étage; *d*, *g*, petites cellules ganglionnaires à panache situé dans le quatrième étage; *f*, cellule ganglionnaire de taille moyenne destinée au premier étage; *h*, autre cellule ganglionnaire destinée au second étage et à une partie du premier; *i*, cellule ganglionnaire non stratifiée; *A*, *B*, *C*, spongioblastes.

PLANCHE VI.

FIG. 1. Cellules épithéliales de la rétine de la grenouille : *a*, couche des grains externes; *b*, couche plexiforme externe; *c*, couche des grains internes; *e*, couche plexiforme interne; *d*, couche des spongioblastes et appendices descendants qui les accompagnent; *f*, couche des cellules ganglionnaires; *g*, couche basale ou limitante interne.

FIG. 2. Cellules épithéliales de la rétine du *Cyprinus carpio*.

FIG. 3. Cellules épithéliales de la rétine du lézard.

FIG. 4. Cellules épithéliales de la rétine de la poule.

FIG. 5. Cellules épithéliales de la rétine du bœuf dans la région périphérique de la rétine : *a*, appendices descendants.

FIG. 6. Cellules épithéliales de la rétine du bœuf dans la région voisine de la papille du nerf optique.

FIG. **7**. Cylindre-axe horizontal de la couche plexiforme du bœuf : *a*, tige ; *b*, arborisation terminale variqueuse très étendue.

FIG. **8**. Arborisation terminale d'une fibre horizontale de la couche plexiforme externe de la rétine du chien.

FIG. **9**. Autre arborisation terminale du même genre, provenant du lapin jeune.

FIG. **10**. Arborisation terminale d'un cylindre-axe très épais dans la rétine du bœuf, vue de profil, sur une coupe transversale épaisse.

FIG. **11**. Cellule horizontale externe de la rétine du bœuf vue sur une coupe horizontale de la rétine : *a*, filament nerveux; *b*, branches protoplasmiques.

FIG. **12**. Coupe perpendiculaire de la rétine du bœuf : *a*, cellule horizontale interne pourvue d'un prolongement descendant; *b*, autre cellule dépourvue de prolongement inférieur; *c*, cellule amacrine mitrale pourvue de deux tiges marchant dans des directions opposées; *d*, grosse cellule amacrine destinée au quatrième étage; *e*, petite cellule ganglionnaire s'arborisant dans le second étage; *f*, *g*, *h*, *i*, *j*, divers types de cellules de névroglie; *k*, cellule amacrine interstitielle et bistratifiée.

FIG. **13**. Une cellule horizontale interne dépourvue de prolongements descendants, prise dans la rétine du bœuf sur une coupe horizontale : *a*, cylindre-axe horizontal; *b*, ramilles protoplasmiques digitiformes.

FIG. **14**. Une cellule horizontale interne munie d'un fort prolongement descendant : *a*, expansion nerveuse (?).

FIG. **15**. Coupe perpendiculaire de la rétine du caméléon, au niveau de la fossette centrale : *a*, cônes minces; *b*, cônes plus épais; *c*, corps des cônes; *e*, petit panache supérieur d'une cellule bipolaire; *f*, cellules amacrines; *g*, expansion latérale d'une cellule épithéliale.

FIG. **16**. Coupe perpendiculaire de la rétine du verdier au niveau de la fossette centrale : *a*, cônes minces; *b*, cônes plus épais; *e*, corps de cône; *d*, fibre inclinée de cône; *c*, nodosité de la fibre de cône; *f*, renflement terminal de cette fibre ; *g*, panache minuscule d'une cellule bipolaire; *i*, cellule amacrine stratifiée; *j*, cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage; *l*, cellule ganglionnaire destinée au second étage.

PLANCHE VII.

FIG. **1**. Coupe de la rétine d'un embryon de souris de 15 millimètres : *a*, cellule ganglionnaire (névroblaste de His) encore dépourvue de prolongements protoplasmiques; *b*, cellule plus avancée en voie de développement ; *c*, cellule ganglionnaire munie de prolongements protoplasmiques ascendants et descendants (*g*); *d*, cellule épithéliale; *e*, cellule épithéliale dont le corps est situé près de la membrane limitante externe et semble en train de se diviser; *f*, cellule en forme de massue (corps des bâtonnets).

FIG. **2**. Coupe de la rétine d'un embryon de chien de 9 centimètres : *a*, cellules épithéliales; *b*, cellules bipolaires; *g*, corps des cellules visuelles; *e*, cellules ganglionnaires; *f*, prolongement descendant bifurqué d'une cellule de Müller ; *n*, cellule névroglique.

FIG. **3**. Coupe transversale de la rétine d'un embryon de poulet au 14e jour de l'incubation : *a*, cellules épithéliales; *b*, plateau interne de ces dernières encore dépourvu de filaments ascendants; *c*, corps d'un bâtonnet; *d*, grains internes; *e*, cône oblique; *f*, massue de LANDOLT; *m*, cellule bipolaire; *n*, cône droit; *s*, cellule amacrine piriforme; *u*, cellule amacrine géante; *t*, cellule ganglionnaire polystratifiée.

FIG. **4**. Coupe antéro-postérieure de l'œil d'un embryon de souris de 15 millimètres : *A*, épithélium antérieur du cristallin; *B*, prismes du cristallin; *C*, pli rétinien; *a*, couche des fibres optiques; *b*, cellules épithéliales; *c*, cellule ganglionnaire.

FIG. **5**. Cellules horizontales internes de la rétine du bœuf; *A*, *B*, cellules fusiformes; *B*, cellule étoilée munie d'un prolongement horizontal très long qui s'arborise dans la zone plexiforme interne (*a*).

FIG. **6**. Quelques cellules horizontales externes munies de prolongements descendants (rétine du bœuf) : *a*, cellule munie de prolongements descendants très ramifiés et à direction horizontale; *b*, une cellule plus petite; *c*, une cellule dont le cylindre-axe *c* pouvait se poursuivre sur une certaine distance.

FIG. **7**. Cellule horizontale externe de la rétine du bœuf, prise dans une coupe oblique : *a*, cylindre-axe émettant des ramilles collatérales.

FIG. **8**. Éléments nerveux de la rétine du bœuf colorés avec le bleu de méthylène (méthode de EHRLICH-DOGIEL) : *a*, cellules bipolaires destinées aux cônes; *b*, cellule bipolaire géante à panache aplati; *c*, cellule bipolaire destinée aux cônes et dont le corps siège près de la membrane plexiforme interne; *d*, spongioblaste semi-lunaire à ramilles très fines et longues, se perdant surtout dans le cinquième étage; *f*, cellules amacrines diffuses qui se colorent très fréquemment par le bleu de méthylène; elles forment en *g*, c'est-à-dire au niveau du cinquième étage, un plexus granuleux fort serré; *e*, cellules amacrines piriformes destinées au troisième étage; *h*, cellule amacrine destinée au premier étage; *i*, cellule amacrine destinée au second étage; *j*, cellule amacrine triangulaire placée dans l'épaisseur du quatrième étage; *k*, cellule ganglionnaire géante dont le corps montre des grains très intensément colorés par le bleu de méthylène; *m*, cellule ganglionnaire dépourvue de grains et semblant se rendre au troisième étage.

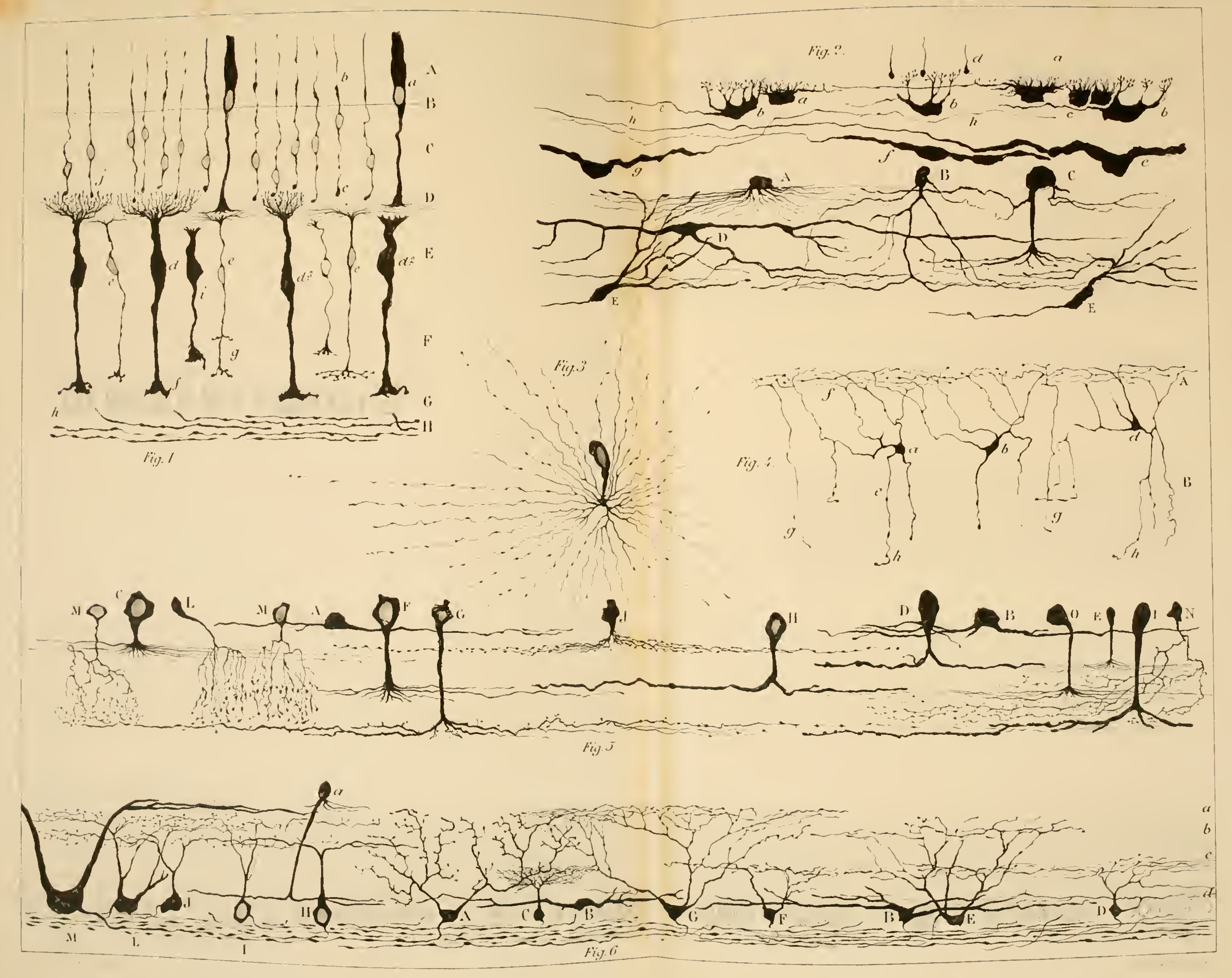
FIG. **9**. Cellules horizontales externes ou petites de la rétine du bœuf, colorées au bleu de méthylène : *a*, corps cellulaire contenant des taches bleues fort intenses; *b*, ramilles protoplasmiques très fines et ramifiées; *c*, cylindre-axes, sur lesquels il est impossible d'observer des collatérales; *d*, cylindre-axes plus épars qui se ramifient quelquefois, et proviennent probablement de cellules horizontales grosses ou internes.

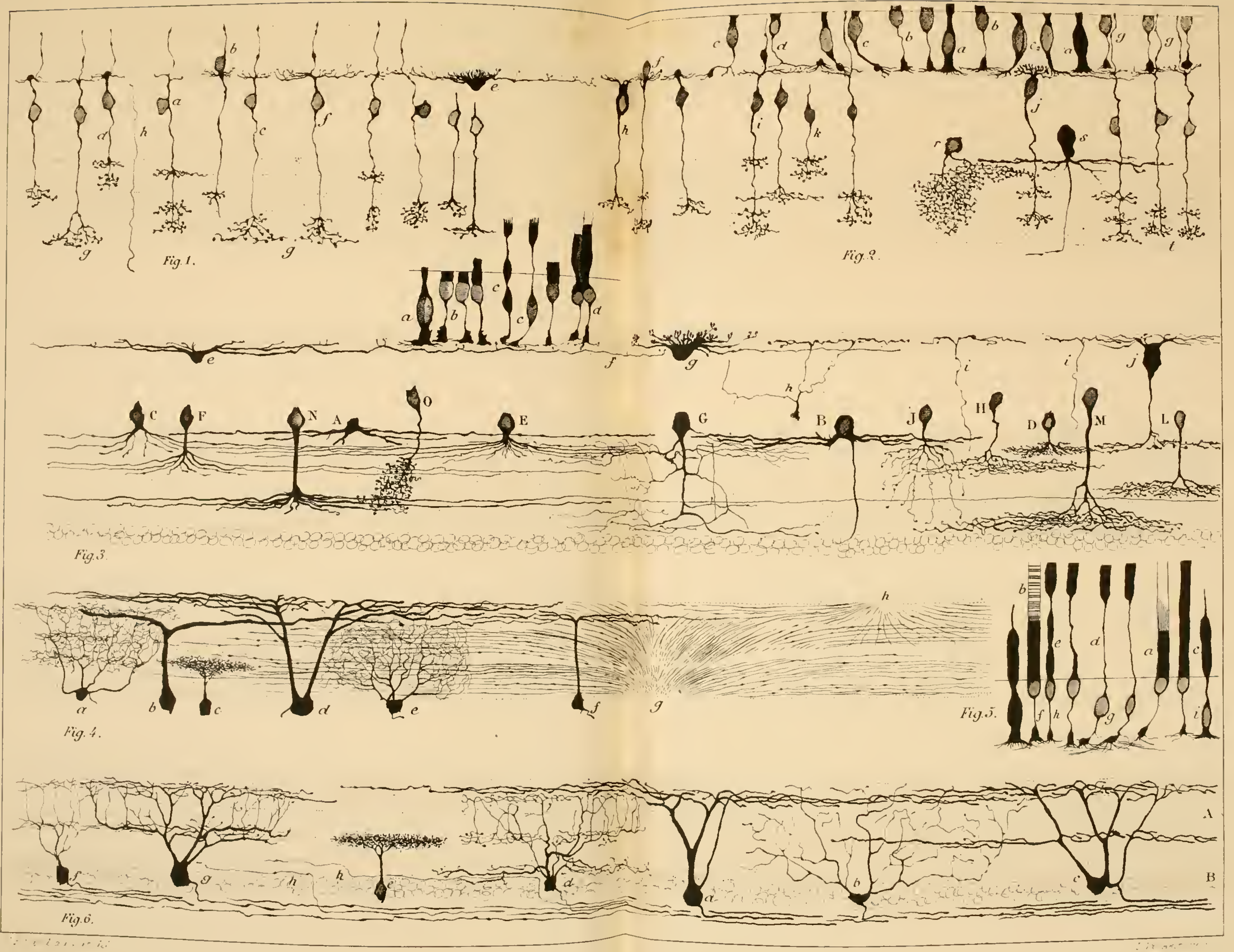
FIG. **10**. Une cellule horizontale externe de la rétine du mouton, vue sur une coupe oblique : *a*, cylindre-axe ramifié.

FIG. **11**. Cellules amacrines de la rétine du lapin âgé de deux jours : *a*, cellule amacrine du premier étage; *b*, cellule amacrine destinée au troisième étage (probablement).

FIG **12**. Cellules nerveuses de la rétine du lapin âgé de deux jours : *a*, cellules en massue; *b*, bâtonnets; *c*, cellules horizontales internes pourvues de prolongements descendants; *d*, cellules horizontales sans prolongements.

TABLE DES MATIÈRES.


Fig. 1
A
B
C
D
E
F
G
H
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
A
B

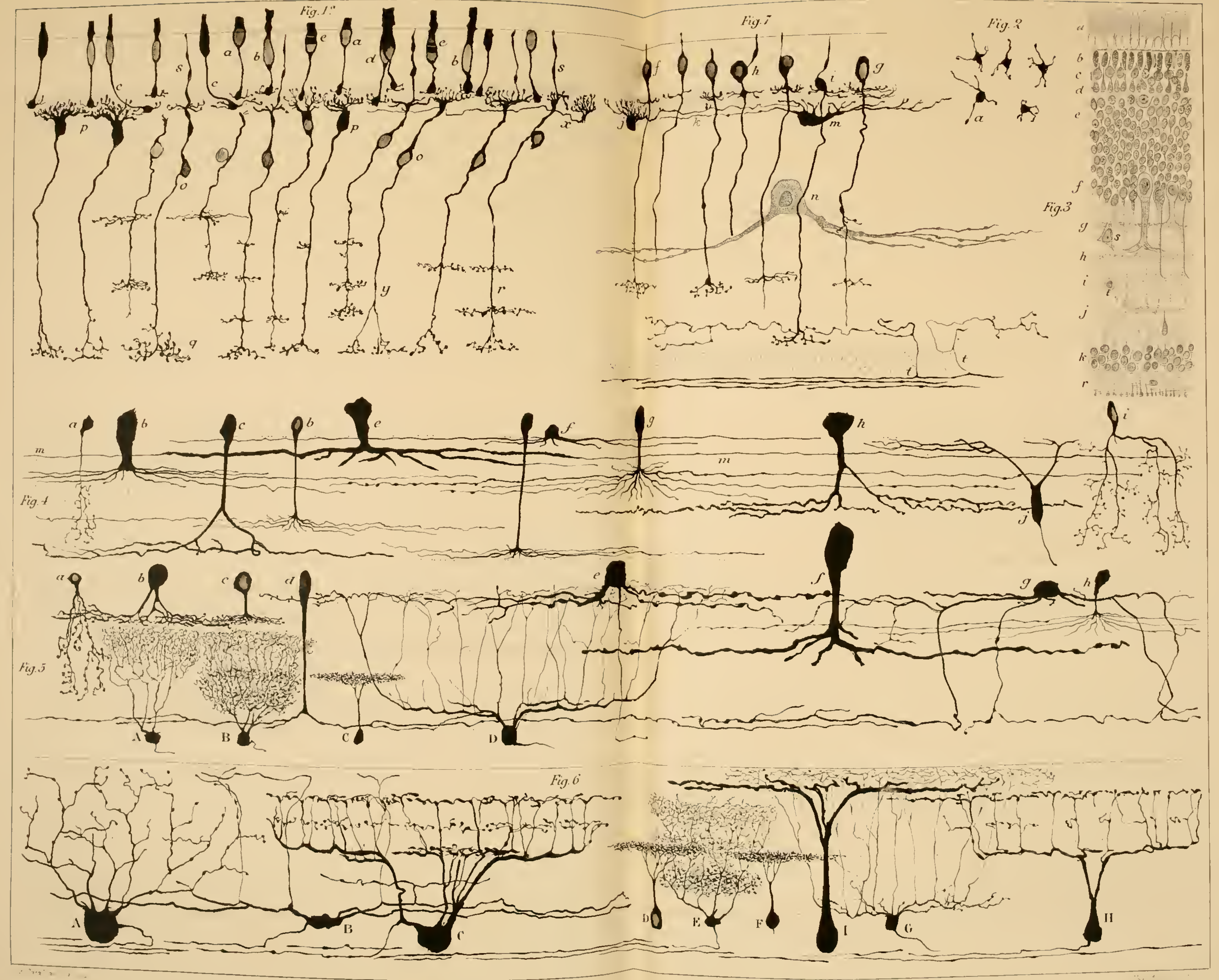

Fig. 1a
Fig. 7
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 3.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

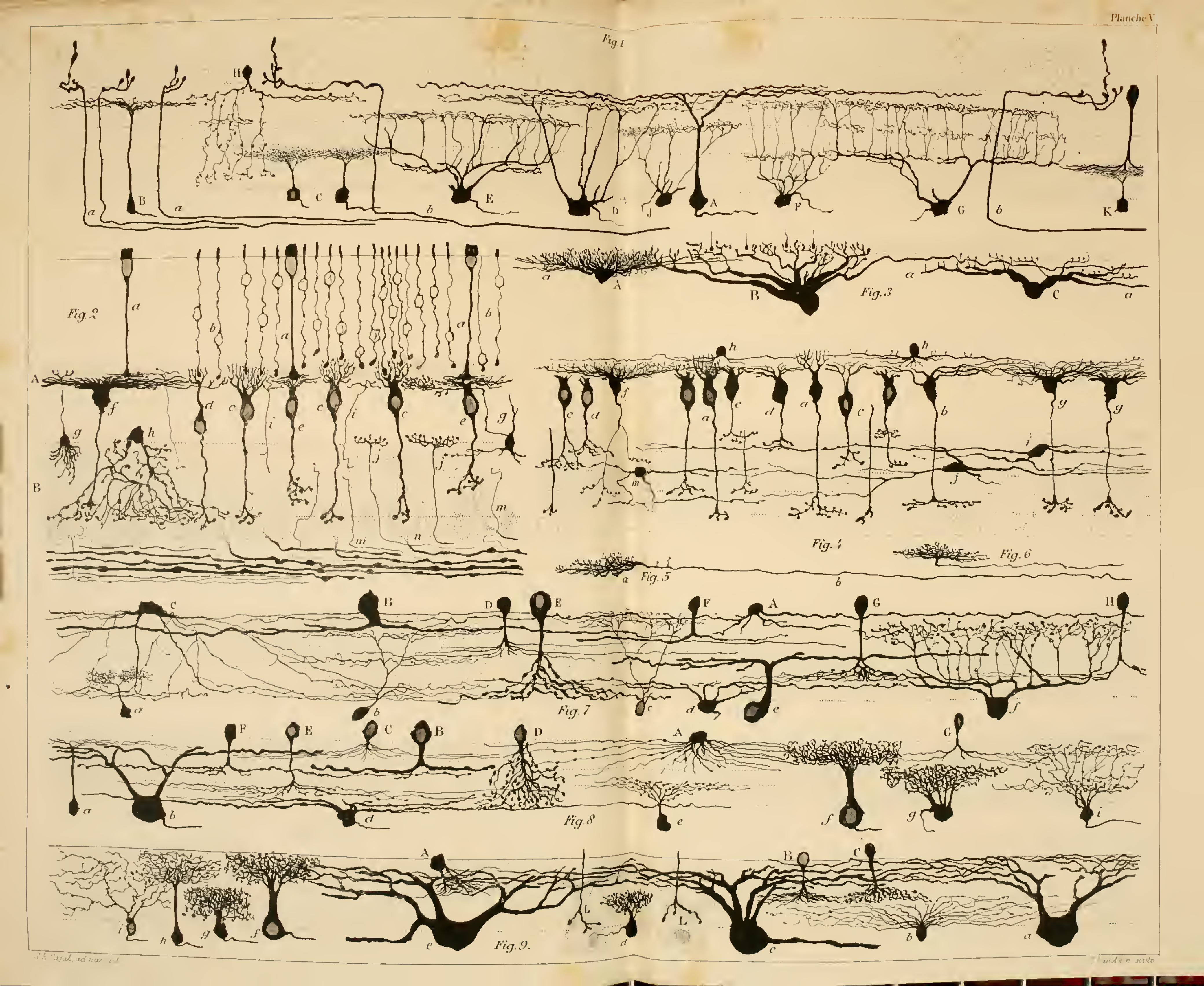
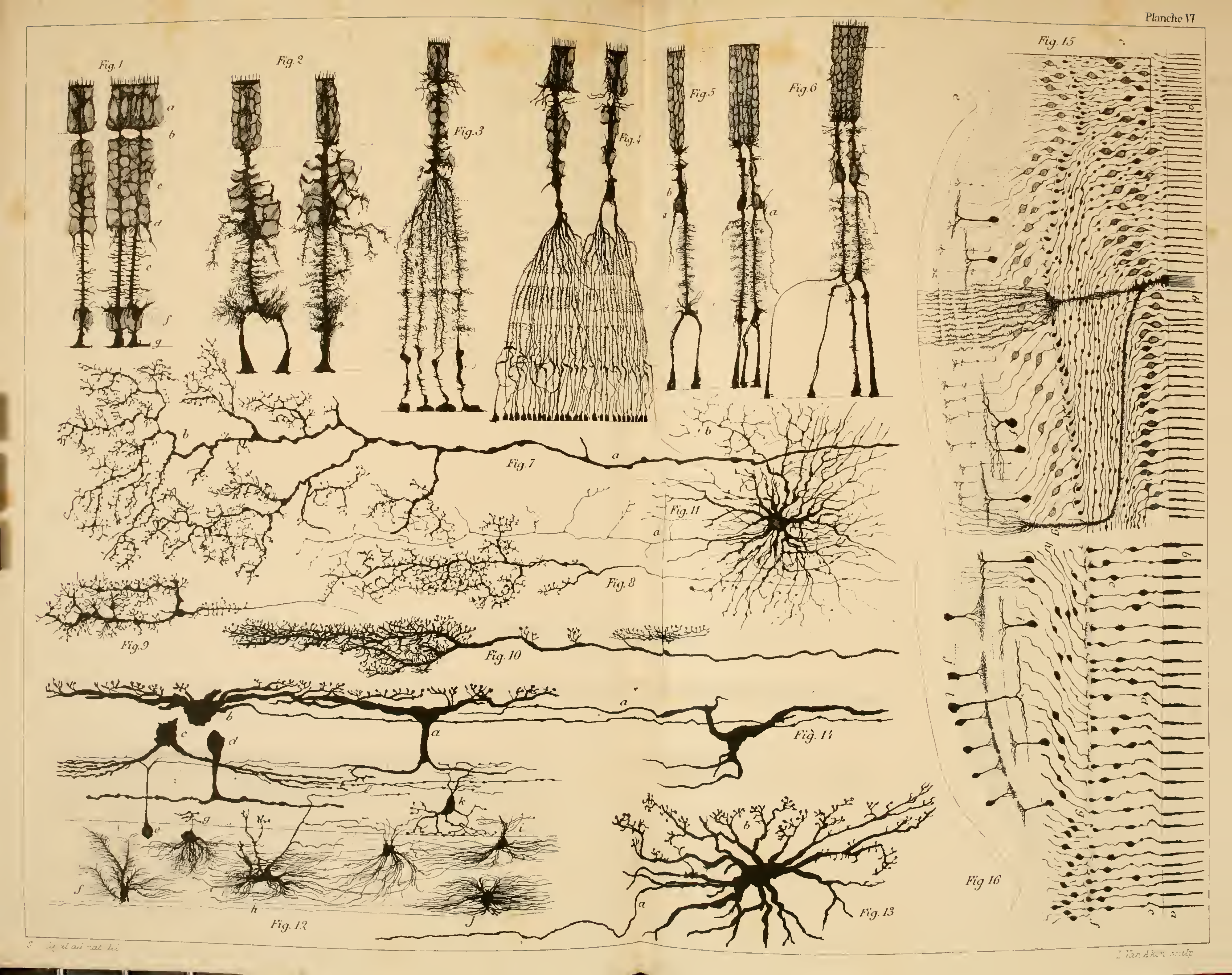


Planche V
Fig.1
Fig.2
Fig.3
Fig.4
Fig.5
Fig.6
Fig.7
Fig.8
Fig.9



J. Van Aken sculp.

Fig. 4.

Fig. 3.

Fig. 2.

Fig. 12.

Fig. 1.

Fig. 11.

Fig. 5.

Fig. 10.

Fig. 9.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

SUR LES RAPPORTS

DU

PNEUMOBACILLE DE FRIEDLÆNDER DU FERMENT LACTIQUE

ET DE QUELQUES AUTRES ORGANISMES

AVEC LE

BACILLUS LACTIS AEROGENES et le BACILLUS TYPHOSUS

PAR

J. DENYS & I. MARTIN

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ — ÉTUDIANT EN MÉDECINE

(*Mémoire déposé le* 11 *février* 1893.)

(Travail du laboratoire d'anatomie pathologique et de pathologie expérimentale de l'université de Louvain.)

SUR LES RAPPORTS DU PNEUMOBACILLE DE FRIEDLÆNDER

DU

FERMENT LACTIQUE ET DE QUELQUES AUTRES ORGANISMES

AVEC LE

Bacillus lactis aerogenes et le Bacillus typhosus

On ne peut nier que bien souvent des microbes ont été décrits sous des noms différents et figurent encore comme espèces distinctes dans la littérature bactériologique, alors qu'en réalité ils devraient se ranger sous une rubrique déjà connue. La cause de cet encombrement de fausses espèces est double. C'est, d'un côté, le manque d'études comparées, de l'autre, les variations dont une seule et même espèce est susceptible, aussi bien dans ses attributs morphologiques et physiologiques que dans son action pathogène. Cette dernière surtout est sujette à des fluctuations que l'on ne soupçonnait pas d'abord, et dont un récent travail de M. De Marbaix(1) a fourni encore un exemple frappant.

Parmi les espèces primitivement établies et qui ont été scindées dans la suite sans raison, se trouve le *Bacillus lactis aerogenes* (Escherich).

Dans un travail fait sous la direction de l'un de nous, A. Morelle(2) a démontré que le bacille pyogène d'Albarran et Hallé n'était autre que le *Bacillus lactis aerogenes*, et a attribué ainsi dans la pathologie une place importante à ce bacille, qui jusqu'alors passait simplement pour un hôte habituel du tube digestif pendant une courte période de l'enfance.

En parcourant la littérature qui a trait au pneumobacille de Friedlænder et de Frobenius(3), nous avons été frappés de l'analogie de ce

---

(1) H. De Marbaix : *Étude sur la virulence des streptocoques;* La Cellule, t. VIII, 1892.

(2) A. Morelle : *Étude bactériologique sur les cystites*; La Cellule, t. VII, 1891.

(3) Friedlænder : *Die Mikrokokken der Pneumonie*; Fortschritte der Medicin, t. I, 1883.

microbe avec le bacille aérogène du lait. On rencontre telle et telle description détaillée qu'on pourrait indifféremment appliquer à l'un ou à l'autre de ces organismes. Ainsi, par exemple, on peut emprunter mot pour mot, pour l'appliquer au bacille aérogène, la description que Friedlænder a donnée de son bacille dans les « Fortschritte der Medicin », quand il fit connaître pour la première fois l'organisme qu'il considérait comme l'agent de la pneumonie. Cette concordance singulière nous a engagés à étudier le pneumobacille de près.

Nous avons pu disposer de quatre échantillons :

1° Un pneumobacille obtenu chez M. Kral, à Prague.

2° Un pneumobacille qui nous a été envoyé par M. le Professeur Netter, de Paris.

3° et 4° Deux pneumobacilles que nous devons à l'obligeance de M. le Professeur Baumgarten, de Giessen.

Nous présentons ici à ces Messieurs nos plus vifs remercîments.

Ces différents échantillons, présentant tous les caractères signalés par Friedlænder, ont été étudiés parallèlement avec un échantillon du bacille aérogène typique, isolé des selles d'un enfant bien portant, élevé exclusivement au sein, et dans lesquelles il formait une culture presque pure.

§ I.

Étude des rapports du pneumobacille de Friedlænder avec le bacille aérogène.

Cette partie de notre travail comprend trois chapitres :

A. Propriétés morphologiques.

B. Mode de développement sur les différents milieux de culture.

C. Action pathogène.

A. Propriétés morphologiques.

L'examen microscopique ne permet pas de trouver de différences dans la forme, le volume, la longueur des différents bacilles. Tous ont de commun un pléomorphisme extraordinaire, qui tantôt leur donne presque l'aspect de coques, tantôt celui de bacilles typiques. Dans certaines circonstances, ils forment des chaînettes.

Jamais nous n'avons aperçu de spores.

Les divers échantillons se colorent bien par les couleurs d'aniline ordinaires, mais ils ne prennent pas la matière colorante suivant le procédé de Gram.

Nous ne nous sommes pas occupés de la motilité, cette propriété pour un même échantillon faisant tantôt complétement défaut, tantôt se manifestant de la manière la plus vive. Depuis longtemps nous inclinions à attribuer à ce caractère peu de valeur pour la classification. Le mémoire de E. Germano et de G. Maurea (1) sur le bacille typhique et les bacilles pseudo-typhiques, dans lequel ces auteurs étudient à fond la question de la motilité, est de nature à faire éclater la contingence de cette fonction aux yeux de ceux mêmes qui jusqu'à présent y attachaient une importance considérable.

B. Mode de développement sur les différents milieux de culture.

Nous avons pris soin d'ensemencer nos différents échantillons sur des milieux de même fabrication, de façon à exclure les différences qui auraient pu résulter d'un léger écart dans la composition. Généralement nous faisions deux cultures avec chaque échantillon, quelquefois un plus grand nombre, afin de pouvoir éliminer les évolutions accidentelles et anormales.

Disons de suite que *les différences constantes que nous avons pu saisir entre le bacille aérogène et les pneumobacilles se réduisent à deux : inégalité dans la rapidité des développements, inégalité dans l'exubérance des cultures.*

Cultures sur gélatine.

L'inégalité dans la rapidité du développement ressort surtout de l'examen des cultures en tubes roulés.

L'expérience suivante en est un exemple :

TABLEAU I.

	APRÈS 2 JOURS	APRÈS 3 JOURS	APRÈS 4 JOURS
Bac. aérog.	Les colonies sont visibles comme des points	Les colonies sont plus grosses. Les superficielles atteignent un millim. de diamètre	Les colonies superf. mesurent plusieurs millimètres
Pn. Paris	Rien	Rien	Le dévelop. commence
Pn. Giessen A	Id.	Id.	Id.
Pn. Giessen B	Id.	Id.	Id.
Pn. Prague	Id.	Id.	Id.

(1) E. Germano et G. Maurea : *Vergleichende Untersuchungen über den Typhusbacillus und ähnliche Bakterien*; Beiträge zur path. Anat und zur allg. Path.

Une fois les colonies bien développées, les superficielles se présentent dans tous les tubes sous la forme de petits dômes blancs.

On remarque la même lenteur de développement dans les cultures en piqûre ou en strie sur des tubes inclinés.

Comme exemple de l'inégalité d'exubérance, nous donnons le tableau suivant :

TABLEAU II.

	APRÈS 2 JOURS	APRÈS 4 JOURS
Bac. aérogène	Bon développ.	Têtes d'un centim. de large. Tiges épaisses
Pn. Paris	Développ. moindre	Têtes petites de trois millim. environ. Tiges moins épaisses
Pn. Giessen A	Développ. moindre encore	Sensiblement comme les précédents
Pn. Giessen B	Comme précéd.	Id.
Pn. Prague	Id.	Id.

Vingt-quatre jours plus tard, nous notons à propos des mêmes tubes ce qui suit :

Bac. aérog.	Têtes touchant presque les parois du tube, épaisses, porcelanées.
Pn. Paris.	Têtes moyennes.
Pn. Giessen A.	Têtes de 3 millim.
Pn. Giessen B.	id.
Pn. Prague.	id.

Après des mois, l'écart persistait encore.

Tous nos échantillons produisent dans l'intérieur de la gélatine des fentes dues à la production de gaz. Leur nombre et la rapidité avec laquelle elles apparaissent sont en rapport avec la rapidité du dégagement gazeux. Or, voici ce que nous observons :

Bac. aérog.	Gaz après 2 jours dans les 2 tubes.
Pn. Paris.	Gaz après 10 jours dans 1 tube.
Pn. Giessen A.	Gaz après 7 jours dans 1 tube.
Pn. Giessen B.	Gaz après 10 jours dans 1 tube.
Pn. Prague.	Gaz après 7 jours dans les 2 tubes.

Quant au nombre des bulles, le bacille aérogène en présente beaucoup, les pneumobacilles notablement moins.

Résumons les expériences précédentes :

1° Les cultures de l'aérogène apparaissent avant celles du bacille de FRIEDLÆNDER.

2° Elles atteignent un volume plus considérable.

3° Elles sont le siège de crevasses plus nombreuses.

En un mot, sur la gélatine le bacille aérogène témoigne de plus de vitalité que les pneumobacilles.

Quant aux autres caractères, ils ne diffèrent pas; et, fait singulier, les cultures du bacille de FRIEDLÆNDER se montrent douées du même pléomorphisme que celles de l'aérogène (ESCHERICH, A. MORELLE) et du bacille commun de l'intestin (ESCHERICH, LARUELLE, KROGIUS, MALVOZ, etc.).

Nous devons surtout signaler une variété, indiquée par LARUELLE, et qui se caractérise par cette particularité que la partie superficielle de la culture devient liquide au point de couler à la surface de la gélatine, mais sans liquéfaction de cette dernière. A ce point de vue, nos échantillons de pneumonie se comportaient d'une façon fort différente les uns par rapport aux autres.

En voici un exemple :

Bac. aér.	Cultures absolument fixes, sans aucune tendance à couler.
Pn. Paris.	Les cultures sont tellement fluides que, dans les tubes inclinés et maintenus verticaux, la surface de la gélatine est absolument nettoyée. La culture s'est réunie au fond sous la forme d'un liquide épais blanc.
Pn. Giessen A.	A peine une tendance à couler.
Pn. Giessen B.	id.
Pn. Prague.	id.

D'après cette expérience, on pourrait être tenté d'attribuer aux pneumobacilles une fluidité que l'on serait porté à nier à l'aérogène, mais d'autres fois, ce dernier coulait à son tour, tandis que l'un ou l'autre pneumobacille devenait fixe. En somme, cette fluidité de la culture, — nous disons de la culture et non de la gélatine, — n'est pas un caractère constant.

Parmi les aspects que les cultures de nos divers pneumobacilles peuvent présenter d'une façon transitoire, citons encore les suivants. Leur surface peut se couvrir de dessins variables, et l'enduit, au lieu d'être blanc et porcelané, peut devenir mince, et plus ou moins transparent; il rappelle alors le bacille commun. Mais ces derniers caractères sont des plus transitoires, on pourrait presque dire anormaux. La forme habituelle

du pneumobacille reste la tête blanche, lisse, convexe, peu étendue, en un mot la forme en clou, pour nous servir de l'expression de FRIEDLÆNDER. ESCHERICH, MORELLE et d'autres ont décrit et figuré des clous tout aussi bien formés dans les cultures du bacille aérogène les plus authentiques.

Cultures sur agar.

Les différences sont les mêmes que pour les cultures sur gélatine. L'aérogène se développe plus vite que les pneumobacilles; il forme une couche plus épaisse; la production gazeuse est plus abondante. Pour le reste, on ne note aucun contraste.

Cultures dans le bouillon sucré. (Peptone 1 o/o, extr. de viande et glucose 1/2 o/o.)

Le même ordre de différences se maintient : trouble plus rapide et plus marqué, fermentation plus active dans les milieux ensemencés par le bacille aérogène.

Une culture faite parallèlement avec le pneumobacille de Paris peut servir d'exemple.

TABLEAU III.

	APRÈS 14 HEURES	APRÈS 19 HEURES	APRÈS 36 HEURES	APRÈS 60 HEURES
Bac. aér.	*Trouble, fermentation*	Trouble très marqué, fermentation active	*Trouble intense*, fermentation finie	Comme hier
Pn. Paris	o	*Trouble, fermentation* assez active	*Trouble moyen*, fermentation continue	*Trouble comme hier*, fermentation finie

Ni d'un côté ni de l'autre, on ne constate de membrane ni d'odeur désagréable. L'odeur est plutôt agréable, légèrement aigrelette.

Cultures dans le lait.

Nous avons fait beaucoup de cultures dans ce milieu, parce qu'il nous a permis de saisir entre nos différents pneumobacilles des nuances qui nous auraient échappé, si nous n'avions pas eu recours à ce terrain.

Le bacille aérogène, ensemencé dans du lait contenu dans des tubes à réaction et maintenu à la température du corps, coagule ce liquide en moins de vingt-quatre heures. Le premier indice de son développement consiste en de petites bulles gazeuses, qui montent à la surface et s'y main-

tiennent de façon à former une collerette. Bientôt apparaissent dans la colonne blanche, comme signe de la coagulation, des fentes verticales qui hébergent quelquefois des bulles de gaz. Puis un retrait s'opère entre la masse et la paroi du tube; ce retrait s'accuse de plus en plus et crée entre le caillot et la paroi un espace plus ou moins considérable, occupé par un liquide transparent. Le caillot ne se dissout pas ultérieurement, il est ferme. L'odeur est celle du petit lait.

Comment se comportent nos pneumobacilles?

Jusqu'à présent nous les avons vus, dans les différents milieux étudiés, marcher de conserve, en un lot unique, à la remorque du bacille aérogène, mais à une certaine distance de celui-ci. *Dans le lait, leur groupe compact s'égraine, et les uns modifient ce produit plus rapidement que les autres.* Voici les résultats que nous avons obtenus en pratiquant les inoculations avec les tubes originaux.

TABLEAU IV.

Inoculation large de deux tubes pour chaque échantillon.

	TEMPS ÉCOULÉ DEPUIS L'ENSEMENCEMENT						
	14 HEURES	24 HEURES	36 HEURES	60 HEURES	3 JOURS	5 JOURS	16 JOURS
Bac. aér.	Belle fente avec crevasse latérale. *Beaucoup de bulles*	Commencement de rétraction latérale dans toute la hauteur	Rétraction du 1/5. Encore touj. production de bulles	Guère de progrès dans la rétraction. Pas de bulles	Pas de changement	Pas de changement	Pas de changement
Pn. Paris	o	o	Lait plus épais, mais pas coagulé Bulles?	Un peu de rétraction en haut. Coagulum. *Bulles nombreuses*	Un peu de progrès dans la rétraction. Nombreuses bulles	Pas de changement	Pas de changement
Pn. Giessen A	o	o	o	o	o	o	o
Pn. Giessen B	o	o	o	o	o	o	o
Pn. Prague	o	o	o	o	o	o	o

Les résultats sont curieux.

Dans les tubes inoculés avec l'aérogène, le lait est complétement caillé et en pleine fermentation en moins de 14 heures, c'est-à-dire à une époque où aucun changement ne se manifeste dans les tubes ensemencés avec les pneumobacilles. Parmi ces derniers, l'échantillon de Paris seul agit d'une façon visible et imite l'aérogène jusque dans les moindres détails; il n'y a de différence que dans la rapidité. Quant aux autres tubes, ils ne bougent pas. Ne sont-ils peut-être pas ensemencés? Nullement, car le cinquième jour, nous inoculons sur de la gélatine les pneumobacilles de Giessen et de Prague, et nous obtenons le développement caractéristique lent de ces organismes.

Nous avons recommencé plusieurs fois ces cultures avec le même résultat, sensiblement. Quelquefois pourtant les deux organismes de Giessen finissaient par cailler également le lait, celui de Prague très rarement.

En résumé :

L'aérogène coagulait le lait toujours et en moins de 14 heures;

Le bac. de Paris le coagulait toujours, mais tardivement;

Les bac. de Giessen le coagulaient d'une façon inconstante;

Celui de Prague le faisait exceptionnellement.

Mais quand la coagulation se faisait, elle imprimait au lait absolument les mêmes modifications que le bacille aérogène : dégagement de gaz, séparation du lait en une masse solide, ferme, blanche, et un liquide transparent à odeur aigrelette.

Si nous ne considérions que le mode de développement dans le lait, nous devrions scinder nos pneumobacilles en deux catégories :

1° Ceux qui coagulent le lait;

2° Ceux qui ne le coagulent pas.

Bien plus, nous aurions des bacilles que, suivant les circonstances, nous devrions introduire tantôt dans un des groupes, tantôt dans l'autre.

Cette base de classification mérite d'autant moins de crédit, qu'elle s'évanouit quand on fait des séries successives de culture dans le lait. On observe alors :

1° Que tous les pneumobacilles acquièrent la propriété de coaguler le lait;

2° Qu'ils le font de plus en plus rapidement, à tel point qu'au lieu de suivre le bacille aérogène de loin, ils marchent sur ses talons, et qu'il

faut surveiller très attentivement les cultures, si l'on ne veut pas laisser échapper les écarts. Dans une série de cultures poussée jusqu'à la sixième génération, nous n'avons plus même constaté de différence sensible. Le tableau suivant indique la marche des cultures dans la première, la deuxième et la dernière de ces six générations.

TABLEAU V.

Deux tubes par échantillon.

	APRÈS 18 HEURES	APRÈS 24 HEURES	APRÈS 48 HEURES
Bac. aér.	Lait coag. dans toute la hauteur		
Pn. Paris	o	o	Coagulation complète.
Pn. Giessen A	o	o	Id.
Pn. Giessen B	o	o	Id.
Pn. Prague	o	o	Id.

La deuxième génération nous montre déjà un rapprochement.

TABLEAU VI.

Deux tubes par échantillon.

	APRÈS 17 HEURES	APRÈS 19 HEURES	APRÈS 24 HEURES
Bac. aérog.	Caillot rétracté dans toute sa hauteur	Caillot fortement rétracté	
Pn. Paris	Caillot comme ci-dessus	Id.	
Pn. Giessen A	Le caillot commence à se rétracter	Rétraction étendue à la moitié du caillot	Rétraction complète
Pn. Giessen B	Id.	Rétraction dans toute la hauteur	
Pn. Prague	Pas de caillot	La rétraction commence	Rétraction complète

Enfin, à la sixième génération, nous trouvons, après 14 heures, des signes de coagulation dans les dix tubes, et ceux de l'aérogène ne présentent aucune avance sur les tubes des pneumobacilles.

TABLEAU VII.

Deux tubes par échantillon.

	APRÈS 14 HEURES	APRÈS 20 HEURES
Bac. aérog.	Lait coag., bulles	La rétraction commence
Pn. Paris	Id.	Rétr. latérale bien marquée
Pn. Giessen A	Id.	Rétr. latérale commençante
Pn. Giessen B	Id.	Rétr. latérale commençante
Pn. Prague	Id.	Rétr. latérale en haut

Ainsi, au fur et à mesure que nos pneumobacilles s'accoutumaient au lait, leur action se rapprochait de plus en plus de celle du bacille aérogène et finissait par se confondre avec elle. Nous avons observé plusieurs fois cette uniformisation, et nous pouvons exclure toute supposition de contamination. Le fait que ce rapprochement se faisait progressivement n'est pas compatible avec l'introduction fortuite de bacilles étrangers. Quant aux précautions prises, nous les avons poussées tellement loin que, de peur de mêler les échantillons actifs avec les moins actifs, nous commencions l'ensemencement de nos séries par le pneumobacille de Prague, c'est-à-dire par le plus torpide, pour remonter de là à l'aérogène.

Dans ces derniers temps, on a attaché une certaine importance pour la classification des microbes au degré d'acidité qu'ils développent dans les milieux sucrés. Nous avons déterminé plusieurs fois cette acidité ; une expérience faite dans le lait peut servir d'exemple. Les cultures ont été faites dans de petits ballons, d'une contenance de 200 cc. environ, et remplis à moitié de lait parfaitement écrémé. L'expérience a marqué d'une façon tellement typique la marche inégale de la fermentation que nous ne pouvons résister au désir de la communiquer en détail. L'acidité, recherchée dans le liquide transparent expulsé par le caillot, a été déterminée par la solution déci-normale de soude caustique. Les chiffres expriment la quantité de cette solution nécessaire pour neutraliser 10 cc. de liquide. Le lait, inoculé avec le bacille de Prague ne s'étant pas coagulé n'a pu servir à cette détermination.

TABLEAU VIII.

	APRÈS 14 HEURES	APRÈS 25 H.	APRÈS 40 H.	APRÈS 43 H.	APRÈS 3 JOURS	APRÈS 4 JOURS	APRÈS 7 JOURS	ACIDITÉ
Bac. aérog.	Pas de caillot, surface couverte de bulles				Un caillot et un liquide	Bulles disparues		7,0
Pn. Paris	o	o	Bulles		Id.	Bulles deviennent rares	Bulles disparues	7,3
Pn. Giessen A	o	o	Id.		Id.	Id.	Id.	4,4
Pn. Giessen B	o	o	Bulles rares		Id.	Id.	Id.	4,2
Pn. Prague	o	o	o	Bulles rares	Pas de caillot	Encore beaucoup de bulles	Bulles disparues, pas de caillot	

Comme nous l'avons constaté plusieurs fois, l'échantillon de Paris supporte sensiblement la même acidité que l'aérogène; dans le cas, pris pour exemple, il en tolère un peu plus; d'autres fois, au contraire, l'acidité est un peu moindre. Quant aux deux échantillons de Giessen, leur développement s'arrête dès que la quantité d'acide dépasse un peu celle qui est nécessaire pour neutraliser 4 cc. de la solution d'alcali.

Cultures sur pomme de terre.

Tous nos échantillons se développaient très bien, à la température du corps, sur la pomme de terre. Même les cultures faites avec les tubes originaux ne montraient aucune différence avec le bacille aérogène, ni pour la rapidité du développement, ni pour l'épaisseur de la couche, ni pour le nombre de soulèvements gazeux Deux pneumobacilles fournissaient une couche plus humide que les autres; c'étaient ceux qui, sur la gélatine, avaient le plus de tendance à couler.

En résumant les résultats que nous ont fournis nos différents milieux de culture, nous trouvons :

	BACILLE AÉROGÈNE	PNEUMOBACILLES
Gélatine (temp. de la chambre.)	Développement rapide, abondant.	Développement moins rapide, moins abondant.
Gélose (temp. du corps.)	Développement abondant.	Développement moins abondant.
Bouillon sucré (temp. du corps.)	Fermentation rapide. Trouble intense.	Fermentation tardive. Trouble moyen.
Lait (temp. du corps.)	Coagulation rapide. Acidité forte.	Coagulation tardive ou absente. Acidité forte ou faible. Par cultures successives, la coagulation de tardive devient rapide.
Pommes de terre (temp. du corps.)		Pas de différences.

En un mot, nous pouvons répéter la proposition que nous avons énoncée au début : *Entre le bacille aérogène et nos différents pneumobacilles, il n'existe, sur les milieux usuels, d'autre différence qu'une différence de vitalité; encore les cultures sur pomme de terre font-elles exception, sur le lait, les passages successifs font disparaître l'écart.*

C. Action pathogène.

EXPÉRIENCES SUR LES LAPINS.

Empoisonnement aigu. Les phénomènes morbides sont absolument identiques à ceux qui suivent l'inoculation du bacille aérogène, et que l'un de nous a étudiés en détail avec M. Brion (1).

Du côté du système nerveux, on observe de l'apathie, puis de la paralysie et enfin du coma. Dans le stade de paralysie, les pattes glissent, la tête s'incline, l'animal tombe sur le flanc sans pouvoir se relever. Quelquefois des accès tétaniformes se déclarent; ils ont les mêmes caractères que ceux que l'on observe après l'empoisonnement par le bacille aérogène; comme eux, ils peuvent être provoqués par les excitations extérieures.

Du côté du tube digestif, on note le refus de nourriture, et souvent une diarrhée plus ou moins copieuse.

Du côté de l'appareil respiratoire se manifeste une dyspnée, indépendante de toute lésion des organes respiratoires.

Comme exemple de cette concordance, citons une expérience faite avec la partie claire d'une culture dans le lait du bacille aérogène, du pneumobacille de Paris et de celui de Giessen. L'injection a été faite dans le péritoine, à raison de 1 cc. de liquide pour 100 grammes de poids.

(1) J. Denys et E. Brion : *Étude sur le principe toxique du Bacillus lactis aerogenes;* La Cellule, VIII, 2, 1892.

TABLEAU IX.

Injection le 22 septembre 1891, à 10 heures.

BAC. AÉROGÈNE	PN. PARIS	PN. GIESSEN A
Lapin de 540 gr.	Lapin de 720 gr.	Lapin de 800 gr.
L'après-midi : Tranquille, dyspnéique, refuse de manger.	Comme à côté.	Comme à côté.
Le 23 sept., 7 h. matin : trouvé mort ; à l'anus matières fécales molles.	A 7 h. : accroupi en boule ; quand on le met sur le côté, il y reste.	A 7 h. : couché sur le côté ; les pattes refusent tout service. Pas de convulsions.
	9 h. : en partie sur le flanc ; de temps en temps, des accès tétaniques spontanés ou réflexes.	9 1/2 h. : en frappant sur l'animal, on provoque de petits accès de tétanos.
	11 h. : grand accès de tétanos. Mort à 11,40 h.	10 1/2 h. : meurt dans un assez long accès.
Autopsie : Dans le péritoine, un liquide blanchâtre, filant, composé presque uniquement de bacilles. Petites hémorrhagies dans le mésentère et sur le gros intestin. Cultures pures caractéristiques.	*Autopsie* : Un peu de congestion du péritoine. Quelques flocons de fibrine. Petites hémorrhagies sur le gros intestin. Rectum vide. Cultures pures, caractéristiques, en retard sur les précédentes.	*Autopsie* : Dans le péritoine, un liquide comme chez le lapin tué par l'aérogène. Un peu de congestion, quelques flocons de fibrine Petites hémorrhagies. Rectum vide. Cultures pures, retardant sur celle de l'aérogène.

Nous pourrions citer d'autres expériences de ce genre, mais ce serait nous répéter inutilement.

Empoisonnement chronique. Quand, au lieu d'une forte dose, on administre des doses minimes, mais renouvelées, de bacille aérogène tué par le chloroforme, le lapin dépérit et finit par succomber au milieu d'un véritable marasme. La perte de poids est surtout considérable après la première injection ; elle est moins marquée après chacune des injections suivantes. Quand les injections ont été faites dans le péritoine, on trouve à l'autopsie des signes d'inflammation chronique, consistant surtout en un épaississement très marqué de la séreuse, aussi bien de celle qui recouvre les viscères (foie, rate), que de celle qui forme les replis.

Nous donnons d'abord la marche de l'empoisonnement chronique par le bacille aérogène, en prenant comme indicateur de l'effet obtenu le poids de l'animal.

DATE	POIDS DU LAPIN	QUANTITÉ INJECTÉE
15 janvier	1640	0,5 cc.
16 »	1600	0,5 cc.
17 »	1520	Rien
18 »	1440	Rien
19 »	1420	Rien
20 »	1420	0,25 cc.
21 »	1360	Rien
25 »	1240	Rien
26 »	1160	Trouvé mort

Dans l'empoisonnement chronique par les pneumobacilles, on observe absolument le même dépérissement, et les animaux qui y sont soumis ne se distinguent en rien de ceux qui sont intoxiqués par le bacille aérogène.

Comme preuve, nous choisissons une intoxication par le pneumobacille de Paris. Il s'agit toujours d'organismes tués par le chloroforme et inoculés après expulsion de l'anesthésique.

DATE	POIDS DU LAPIN	QUANTITÉ INJECTÉE
19 mars	1850	0,2 cc.
22 »	1550	Rien
23 »	1550	0,2 cc.
24 »	1400	Rien
26 »	1500	0,2 cc.
27 »	1520	0,5 cc.
28 »	1400	Rien
1 avril	1325	Rien
2 »	1375	1 cc
4 »	1200	
6 »	1280	1,5 cc.

Trouvé mort le lendemain, avec un poids de 1200 gr.

Nous pouvons conclure : *qu'il s'agisse d'une intoxication aiguë ou d'une intoxication chronique, les lapins sont affectés de la même façon par le pneumobacille et par le bacille aérogène.*

Expériences sur les cobayes.

Le 5 mars, nous injectons séparément dans le péritoine de trois cobayes une émulsion à 10 o/o de culture vivante sur pomme de terre du bacille aérogène et de deux pneumobacilles.

Les doses sont les suivantes :

A un cobaye de	800 gr.,	1	cc. de bac. aérogène.
»	580	0,7	cc. du bac. de Paris.
»	650	1	cc. du bac. de Prague.

Les deux premiers animaux succombèrent, à un quart d'heure d'intervalle, vingt heures après l'injection, après avoir présenté la même paralysie que l'on observe chez les lapins. L'autopsie décela chez les deux animaux absolument les mêmes lésions : péritoine légèrement congestionné, une mince couche de fibrine sur les différents viscères abdominaux, hémorrhagies dans l'épaisseur de la muqueuse de l'estomac, intestin grêle congestionné dans sa partie supérieure, rien de particulier dans les autres viscères.

Le troisième cobaye devint malade, mais il se remit, et sept jours plus tard (poids 550 gr.), nous lui injectâmes 2 cc. de l'émulsion primitive. Il fut trouvé mort le lendemain matin, avec les mêmes lésions que les cobayes précédents, et des signes de péritonite ancienne, que l'on devait attribuer à la première injection.

Ainsi les cobayes, comme les lapins, réagissent vis-à-vis des pneumobacilles exactement de la même façon que vis-à-vis du bacille aérogène.

Expériences sur les chiens.

L'un de nous, en collaboration avec M. Van den Bergh (1), a étudié en détail l'action du bacille aérogène sur les chiens. Quand on donne des doses assez fortes, les seules qui nous intéressent ici, l'animal ne réagit pas par de la fièvre, ou il ne réagit que par une ascension de courte durée; il devient apathique, se paralyse, tombe dans le coma et meurt en pleine hypothermie.

Dans la matinée du 14 octobre 1891, nous injectâmes dans la plèvre de quatre chiens une forte dose d'émulsion de culture sur pomme de terre de plusieurs de nos échantillons. Le premier chien (bac. aérogène) réagit d'abord par une température de 40°. Il mourut le soir.

Le second (bac. de Paris) présenta au bout de peu d'heures, sans exacerbation fébrile, une température de 34°, et mourut également le soir.

Le troisième (bac. de Giessen) fut trouvé râlant à 2 1/2 heures de l'après-midi. T. R. 34°. Il mourut vers 3 heures.

---

(1) J. Denys et Ch. Van den Bergh : *Recherches sur le mécanisme des symptômes gastro-intestinaux dans le choléra nostras*; Bull. de l'Acad. de méd. de Belgique, février 1893.

Le quatrième (bacille de Prague) monta à 41° et mourut dans la matinée du lendemain.

Tous avaient présenté les mêmes symptômes : apathie, abattement, paralysie, coma, et à l'ouverture de la plèvre, on trouva chez tous des symptômes de pleurésie : congestion, exsudat sanguinolent.

Plus tard, quand nous eûmes appris à connaître la valeur des lésions intestinales produites par le bacille aérogène et le bacille commun de l'intestin, nous eûmes l'occasion de constater que les pneumobacilles produisaient absolument les mêmes altérations : congestion de la muqueuse de l'estomac, surtout de la région pylorique; rougeur intense et hémorrhagies de l'intestin grêle, surtout de sa partie supérieure; contenu de l'intestin formé par un mucus sanguinolent; plis de la muqueuse du gros intestin rouges et hémorrhagiques.

Si nous résumons nos diverses expériences sur les animaux, nous pouvons conclure que les pneumobacilles agissent de la même façon que le bacille aérogène. Dans aucune de nos observations, nous n'avons pu noter de différence, et si, au point de vue des cultures, nous avons dû admettre des nuances, celles-ci disparaissent dans l'expérimentation.

Quelle est la conclusion générale qui se dégage de notre étude?

Un fait qui ne sera assurément contesté par personne, c'est la grande similitude qui existe entre le bacille aérogène et le pneumobacille de Friedlænder. Les nuances qui séparent ces deux organismes ont-elles assez d'importance pour permettre de les considérer comme espèces distinctes? Nous ne le croyons pas. En effet, les seules différences que nous avons pu constater se réduisent à une vitesse et à une exubérance inégales dans le développement. Encore cette distinction ne s'applique-t-elle pas aux cultures sur pomme de terre, milieu sur lequel le pneumobacille se développe au moins avec autant de vigueur que le bacille aérogène. *Le pneumobacille n'est qu'un bacille aérogène doué d'une moindre vitalité.* Aussi n'avons-nous aucune crainte d'affirmer que ces deux organismes ne sont que deux variétés d'une même espèce. Les considérations suivantes ne peuvent que nous confirmer dans notre manière de voir.

1° Cultivés de lait à lait, les pneumobacilles, après quelques générations, se sont montrés, dans leur action sur ce milieu, aussi actifs que le bacille aérogène. La lenteur relative de leur développement ne constitue donc pas une de leurs propriétés essentielles, mais un état passager, caduc, par conséquent insuffisant pour caractériser une espèce.

2° L'action pathogène est identique, et ici nous pouvons invoquer non seulement nos propres expériences, mais toutes celles qui, depuis FRIEDLÆNDER, ont été tentées avec le pneumobacille. Peut-être que des recherches plus minutieuses parviendraient à établir que le bacille aérogène est plus virulent que le pneumobacille ou vice-versâ; mais tout bactériologiste sait actuellement le peu d'importance qu'il faut attacher à la virulence pour la détermination d'une espèce. Au point de vue médical, encore plus qu'au point de vue purement systématique, cette similitude dans l'action pathogène acquiert une importance considérable.

3° Plus on approfondit l'étude du bacille aérogène et de son proche parent, le bacille commun de l'intestin, plus on est forcé de convenir que les deux organismes désignés sous ces noms abritent chacun plusieurs variétés, qui se fondent insensiblement les unes dans les autres, et dont le nombre va en augmentant au fur et à mesure que les observations se multiplient. Pour s'en convaincre, il suffit de parcourir le travail de MM. ACHARD et RENAULT sur les différents types de bacilles urinaires appartenant au groupe du *Bacillus coli communis* (1), celui de MM. VAN ERMENGEM et VAN LAER (2) et le travail déjà mentionné de MM. E. GERMANO et

(1) CH. ACHARD et J. RENAULT : *Sur les différents types de bacilles urinaires appartenant au groupe du Bacterium coli*; C. R. de la Société de Biologie, n° 39, 1892.

Dans leur travail, les deux auteurs commencent par dire : « Dans une première communication (12 déc. 1891) nous avons montré que les bacilles le plus communément rencontrés dans les infections urinaires présentent une très grande ressemblance avec le *Bacterium coli*, sous le triple rapport de la morphologie, des propriétés pathogènes et des cultures. » Il nous semble que MM. ACHARD et RENAULT auraient pu mentionner à ce propos que M. A. MORELLE avait discuté cette question plusieurs mois avant eux d'une façon approfondie, que lui aussi avait reconnu *une très grande ressemblance* des bâtonnets urinaires avec le bacille commun de l'intestin, et qu'après avoir étudié la question plus à fond, il avait conclu à une *identité complète* avec le *Bacillus lactis aerogenes*.

Profitons de l'occasion pour rappeler aux mêmes savants, à propos de leur note sur l'urée et les bacilles urinaires (Comptes rendus de la société de biologie, 3 décembre 1892), que M. MORELLE a établi *dix-huit mois* avant eux que les bacilles urinaires n'attaquent pas l'urée (LA CELLULE, VII, 2, 1891, pp 258 et 285). Ils pourront se rappeler également que, sur la demande de M. MORELLE, M MIQUEL, de l'observatoire de Montsouris, eut l'extrême obligeance de s'assurer de son côté que le bacille des urines n'appartient pas au groupe des ferments de l'urée. *Douze mois* avant la publication de MM. ACHARD et RENAULT, l'un de nous (Bulletin de l'Acad. de méd. de Belgique) avait noté que les urines renfermant le coli-bacille n'étaient jamais alcalines, sauf quand elles renfermaient en même temps le staphylocoque pyogène. Les rapports de l'urée avec les bacilles urinaires ont donc été fixés longtemps avant la communication de ces auteurs.

Cuique suum. J. D.

(2) VAN ERMENGEM et VAN LAER : *Contribution à l'étude des propriétés biochimiques du bacille d'Eberth et du Bacterium coli*; Travaux du laboratoire d'hygiène et de bactériologie de l'Université de Gand, t. I, 1892.

G. Maurea sur les bacilles typhiques et les bacilles semblables. Or, les différences qui séparent nos pneumobacilles du bacille aérogène n'ont guère plus d'importance; plusieurs même sont moins tranchées que celles qui caractérisent les divers types des bactériologues français, ou les diverses variétés des pseudo-bacilles typhiques des savants italiens.

Un fait qui nous semble bien digne de remarque et qui sert puissamment à appuyer notre thèse est le suivant : la littérature du bacille de Friedlænder se rapporte presque toute entière aux premières années de l'ère bactériologique; dans les années suivantes, le silence s'est fait autour de lui, et, malgré le nombre croissant des travaux, il figure à peine çà et là parmi les publications récentes. Quelle est la cause de cette espèce d'oubli? Est-ce parce qu'il a cessé de fonctionner comme agent pathogène? Évidemment non; la cause en réside pour nous dans la connaissance plus répandue des bacilles de l'intestin, et nous ne doutons pas un instant que beaucoup d'organismes désignés à présent sous le nom de coli-bacilles auraient été rangés, il y a peu de temps encore, sous la rubrique de pneumobacille de Friedlænder.

Cette réflexion nous est venue plusieurs fois en lisant les observations actuelles sur les coli-bacilles. Voici une de ces observations : A. Krogius, dans son intéressant travail sur les cystites (1), nous rapporte un cas dans lequel le bacille « se fait remarquer surtout par la lenteur de sa croissance, » contrastant avec le rapide développement des autres cultures. Ce n'est » qu'au bout de cinq à six jours que ses colonies sur plaques de gélatine » deviennent visibles à l'œil nu. » Les autres caractères sont ceux des bacilles urinaires ordinaires, sauf que sur pomme de terre la culture, même ancienne, n'est guère visible. Or, nous verrons plus loin nos pneumobacilles se modifier dans ce dernier sens. En un mot, le bacille urinaire en question, de Krogius, se comporte vis-à-vis des bacilles ordinaires, comme nos pneumobacilles vis-à-vis des bacilles aérogènes. Fait curieux, Krogius réussit, par l'inoculation sur les animaux et le réensemencement du sang de ces derniers dans des tubes de gélatine, à transformer cette variété dans la variété ordinaire et à lui faire perdre ainsi ses caractères distinctifs.

Nous avons soumis trois de nos pneumobacilles à des passages à travers des chiens et des lapins, à savoir trois passages consécutifs chez les premiers animaux, et six chez les seconds, mais sans réussir à modifier

(1) A. Krogius : *Recherches bactériologiques sur l'infection urinaire*; Helsingfors, 1892, p. 61.

les signes distinctifs de nos pneumobacilles. Nous n'avons pas pu observer non plus d'accroissement de leur virulence, qui du reste ne paraissait pas bien forte.

Avant de terminer cette partie de notre travail, nous devons répondre à certain reproche, qu'on serait peut-être tenté de nous faire : celui d'avoir négligé, dans nos cultures comparatives, l'emploi de certains moyens de diagnostic actuellement très en honneur et qui consistent :

1° A réensemencer un microbe donné sur des milieux ayant déjà servi à la culture d'un autre type.

2° A déterminer l'action de l'acide lactique formé sur la lumière polarisée.

Nous sommes loin de méconnaître toute importance au premier procédé, celui du réensemencement, mais nous le croyons complétement insuffisant pour la création d'espèces distinctes. Supposons en effet deux variétés, l'une plus exubérante que l'autre ; on comprend très bien que la plus vigoureuse pourra encore pousser sur un terrain en partie épuisé, en partie empoisonné par l'autre, tandis que le contraire ne pourra se faire. De même une variété accoutumée à un degré d'acidité plus élevé trouvera encore le moyen de se multiplier dans un milieu devenu trop acide pour une autre. Beaucoup de circonstances accidentelles pourront ainsi intervenir pour permettre ou empêcher un nouveau développement. Aussi avons-nous renoncé à recourir à ce moyen. Il est probable, si nous l'avions mis en œuvre, que nous aurions vu le bacille aérogène fournir des cultures sur le terrain occupé préalablement par les pneumobacilles, tandis que ceux-ci n'auraient pas pu succéder au bacille aérogène.

Arrivons à présent au second procédé : la détermination de l'acide lactique formé, acide lactique gauche, acide lactique droit, ou mélange des deux. Ce procédé a été préconisé surtout par Nencki et ses élèves. D'après eux, le pouvoir rotatoire de l'acide constitue la pierre de touche pour décider si deux organismes doivent être considérés comme formant une seule espèce ou deux espèces distinctes, et ils ne reculent pas devant l'application de ce principe, même lorsque tous les autres caractères, morphologiques et pathogènes, sont identiques.

A première vue, cette base de classification a quelque chose de séduisant; elle met entre les mains un procédé qui paraît ne pas laisser de place au doute ou à l'hésitation; mais, nous devons l'avouer, il nous est impossible de lui reconnaître quelque importance pour déterminer si tel ou tel

organisme doit constituer une espèce à part. Encore, si les produits pris pour critère possédaient une constitution chimique différente, mais ce sont deux corps qui ont la même formule, le même nombre d'atomes, et qui ne se distinguent que par un détail dans la disposition de ces derniers. Sont-ils au moins difficiles à changer l'un dans l'autre? Aucunement, il suffira peut-être de faire appel à des agents peu actifs pour obtenir leur transformation. Le choix d'une telle base de classification ne pouvait conduire qu'à un groupement artificiel. C'est ainsi que le bacille commun de l'intestin fut scindé et fournit l'étoffe d'une seconde espèce, le *Bacillus ilei* FREY, uniquement parce que les acides lactiques résultant de la fermentation n'avaient pas la même action sur la lumière polarisée; à part cette différence, de l'aveu même des créateurs de la nouvelle espèce, toutes les propriétés sont les mêmes.

Et voyez à quoi aboutit l'application systématique de ce principe. Non seulement il crée une division inutile dans le bacille commun de l'intestin, mais les streptocoques de l'érysipèle eux-mêmes sont menacés dans leur unité. Une élève de NENCKI, Me N. O. SIEBER-SCHUMOFF (1), examine, au point de vue de l'acide formé, quatre échantillons de streptocoque de l'érysipèle : trois forment de l'acide dextrogyre, un de l'acide inactif. Va-t-on en faire des espèces distinctes?

PÉRÉ (2), en recherchant la nature de l'acide lactique formé par le bacille typhique, obtient tantôt de l'acide lactique lévogyre, tantôt de l'acide lactique inactif, sans qu'il lui soit possible de pénétrer les causes de ces variations.

Enfin, VAN ERMENGEM et VAN LAER, dans leur travail déjà cité, constatent que les diverses variétés de bacille commun de l'intestin fournissent généralement de l'acide lactique ordinaire de fermentation, mais parfois aussi une variété active.

Ainsi, nous voyons cette méthode donner dès ses débuts des résultats qui, loin d'en faire un moyen général de classification et de détermination des microbes, semblent au contraire indiquer que la nature de l'acide formé est sujette à des variations, tout comme de nombreux autres attributs microbiens. Il nous semble tout au moins téméraire de vouloir attacher tant d'importance à un produit chimique unique, alors que la nutrition microbienne constitue encore un chapitre si obscur, et que, d'après le peu qu'on en sait, on voit la fonction chimique présenter des instabilités tout comme

---

(1) N. O. SIEBER SCHUMOFF : *Recherches sur les streptococcus pathogènes*; Archives des sciences biologiques publiées par l'Institut impérial de St-Petersbourg, t. I, 1892.

(2) PÉRÉ : *Contribution à la biologie du Bacterium coli commune et du bacille typhique*; Ann. de l'Instit. Pasteur, t. VI, 1892.

la forme, le mode de développement et la virulence. Nous pourrions invoquer à ce sujet de nombreuses observations, mais il suffira de rappeler les études si instructives de GESSARD sur le bacille pyocyanique et le bacille cyanogène.

§ II.

Rapports du pneumobacille de Friedlænder avec le bacille typhique.

Nous abordons maintenant un autre sujet : celui des relations qui existent entre le bacille de FRIEDLÆNDER et celui de GAFFKY.

Les expériences qui précèdent ont été exécutées à la fin de 1891 et au commencement de 1892. A partir du moment où nous les avons interrompues, nous nous sommes contentés de transporter nos différents échantillons à de longs intervalles de gélatine à gélatine. Pendant tout ce temps, nous pûmes remarquer que la croissance des pneumobacilles continuait à retarder notablement sur celle de l'aérogène. Au mois de décembre 1892, désirant nous livrer à quelques dernières recherches sur nos pneumobacilles, nous constatâmes que l'échantillon de Paris était mort et que les trois autres s'étaient modifier considérablement dans leurs propriétés, au point qu'ils se rapprochaient singulièrement du bacille de la fièvre typhoïde(1).

Ainsi, *ils avaient perdu complétement la propriété de faire fermenter le glucose, c'est-à-dire de décomposer ce corps avec dégagement gazeux.*

Commençons par un exemple de fermentation dans du bouillon (eau 100, peptone 1, glycose 0,50, extrait de viande 0,5).

TABLEAU X.

	APRÈS 14 HEURES	APRÈS 18 HEURES	APRÈS 2 JOURS
Bac. aérog.	Trouble marqué. Dégag. gazeux spontané devenant très abondant par l'agitation.	Dégag. spontané fini ; dégagement faible par agitation.	Trouble fort. Tout dégagement fini.
Pn. Giessen A	Trouble léger. Aucun dégagement, ni spontané, ni par agitation.	Aucun dégagement.	Trouble notablement moindre. Aucun dégagement gazeux.
Pn. Giessen B	Id.	Id.	Id.
Pn. Prague	Id.	Id.	Id.

(1) Nous pouvons exclure toute confusion ou toute contamination avec le bacille typhique avec d'autant plus de certitude, que depuis un an le laboratoire ne possède plus de bacilles de GAFFKY vivants.

Les cultures ne se sont plus modifiées les jours suivants. L'expérience fut recommencée plusieurs fois, avec le même résultat. Enfin, de crainte que le dégagement ne fût tellement minime qu'il se fit d'une façon insensible, nous avons institué des cultures dans des tubes renversés sur le mercure. Le résultat fut toujours le même. L'aérogène fournissait une quantité considérable de gaz; les pneumobacilles, pas la moindre bulle. Si, au lieu de glucose, nous employons le miel, les résultats ne varient pas. On ne peut donc invoquer, pour expliquer l'absence de fermentation, une méprise touchant l'hydrate de carbone employé. Nous étions du reste complétement rassurés sur l'authenticité de notre glucose.

Néanmoins ces derniers organismes continuent à décomposer le glucose énergiquement, comme le prouve l'expérience suivante :

TABLEAU XI.

Bouillon renfermant 1 o/o de glucose.

	APRÈS 24 HEURES		APRÈS 48 HEURES
	QUANTITÉ DE SUCRE RESTANT	ACIDITÉ (SOUDE DÉCIM.)	QUANTITÉ DE SUCRE RESTANT
Bac. aérog.	0,10 o/o	7,8 cc.	0,09 o/o
Pn. Giessen A	0,50 o/o	5,8 cc.	0,16 o/o
Pn. Giessen B	0,62 o/o	6,7 cc.	0,17 o/o
Pn. Prague	0,41 o/o	5,9 cc.	0,14 o/o

Nous avons vu plus haut que les cultures sur gélatine ou sur agar des pneumobacilles provoquaient l'apparition de bulles dans l'intérieur de ces milieux. A présent, elles ont perdu complétement cette propriété, même dans l'agar renfermant 2 °/₀ de glucose.

Ainsi, dans plusieurs séries d'inoculations de nos différents échantillons sur agar sucré, et composées chacune d'une trentaine de tubes, toutes les cultures d'aérogène se montrèrent remplies de bulles, et pas une bulle ne se montra dans les tubes de nos trois pneumobacilles.

La perte de cette propriété nous semble un fait excessivement important, et de nature à augmenter la vraisemblance d'une doctrine dont A. Rodet et G. Roux se sont faits les apôtres ardents : l'identité spécifique du bacille commun de l'intestin et du bacille typhique. Or, précisément la propriété de décomposer le glucose avec dégagement de gaz, même en l'absence de carbonate de chaux, constitue un des caractères distinctifs les plus saillants entre ces deux organismes.

D'après E. GERMANO et A. MAUREA (1), « un signe absolument sûr pour distinguer le bacille typhique des pneumobacilles » est fourni par le procédé suivant : on fait une culture par piqûre dans l'agar renfermant 2 % de glucose; si, dans les 24 heures, il se produit des fentes dans la colonne nutritive, on a affaire aux pseudo-bacilles typhiques, dans le cas contraire, au vrai bacille de la fièvre typhoïde. Si nous admettons le principe formulé par ces auteurs, nous devons aboutir à la conclusion suivante : à la fin de 1891 et au commencement de 1892, nos pneumobacilles étaient de faux bacilles de fièvre typhoïde; à la fin de 1892, ils en sont au contraire de vrais.

Examinons à présent comment se comportent nos pneumobacilles sur la pomme de terre. Nous avons vu plus haut qu'ils fournissaient sur ce terrain des cultures au moins aussi exubérantes, aussi rapides dans leur développement que celles du bacille aérogène; c'était même le seul terrain où ils pouvaient concourir sans infériorité avec le bacille intestinal. A présent, c'est tout l'opposé. Après deux jours de couveuse, l'œil n'aperçoit encore aucun développement, et si alors on porte la culture à la température de la chambre, il faut attendre plusieurs jours avant de voir apparaître, au centre de la pomme de terre, une couche extrêmement mince, qui reste indéfiniment telle. En un mot, nos pneumobacilles reproduisent le développement typique du bacille typhique. Nous avons recommencé cette expérience plusieurs fois, en inoculant plusieurs pommes de terre et en ensemençant en même temps le bacille aérogène sur des pommes de terre de même provenance. Dès le lendemain, celui-ci formait un enduit bien apparent et atteignait rapidement le développement abondant qu'on lui connaît sur ce milieu, tandis que les tranches ensemencées avec les pneumobacilles paraissaient encore vierges de toute inoculation. Le fait est d'autant plus intéressant à noter que la végétation chétive sur pomme de terre du bacille de la fièvre typhoïde est encore à présent un des meilleurs moyens de diagnostic pour ce dernier. GERMANO et MAUREA, à la suite de leur étude comparée, lui attribuent une importance de premier ordre.

Il était intéressant de voir comment les pneumobacilles se comportaient dans le lait. La culture du bacille de la fièvre typhoïde dans ce milieu, comme moyen de diagnostic, a acquis une importance considérable depuis les travaux de MM. MALVOZ, CHANTEMESSE, WIDAL et PERDRIX.

(1) E. GERMANO et G. MAUREA : Op. cit.

Ensemencés dans le lait, nos pneumobacilles ne donnent plus lieu à un dégagement gazeux; ils ont donc perdu le pouvoir de faire fermenter le lactose, comme ils ont perdu celui de faire fermenter le glucose; mais ils coagulent encore le lait. Le caillot, il est vrai, ne se fendille plus, ne se rétracte plus comme auparavant, mais il se forme d'une façon constante et assez rapide. A ce point de vue, nos organismes se distinguent nettement de celui du typhus abdominal. En voici un exemple :

TABLEAU XII.

Deux tubes de chaque échantillon.

	APRÈS 24 HEURES	APRÈS 33 HEURES	APRÈS 37 HEURES	APRÈS 48 HEURES
Bac. aérog.	Coagulation complète Large fente Gaz			
Pn. Giessen A	o	Contenu épais dans les deux tubes Pas de gaz	Les deux tubes coagulés Pas de gaz	
Pn. Giessen B	o	Id.	Id.	
Pn. Prague	o	Id.	Comme après 33 heures	Les deux tubes coagulés

Nous avons continué les cultures dans le lait pendant cinq générations, sans voir leurs caractères se modifier. Au bout de ces cinq générations, nos pneumobacilles n'avaient pas davantage reconquis la propriété de donner naissance à un dégagement gazeux dans les bouillons au glucose, bien entendu non additionnés de carbonate de chaux. Ils troublent néanmoins fortement les bouillons. La transformation qu'ils avaient subie avait donc acquis une certaine stabilité, dont nous n'avons pas encore pu déterminer la durée.

Vu l'action de nos pneumobacilles sur le lait, nous avons cru intéressant de les cultiver sur la gélose lactosée tournesolée de WURTZ (1). Le bacille de la fièvre typhoïde ensemencé sur ce milieu lui laisse sa teinte bleue, tandis que le bacille commun de l'intestin le fait tourner au rouge. Nos pneumobacilles se comportent comme ce dernier, ils rougissent tous l'agar

(1) R. WURTZ : *Note sur deux caractères différentiels entre le bacille d'*EBERTH *et le Bacterium coli commune*; Comptes rendus de la Soc. de Biol., n° 36, 1891.

au sucre de lait tournesolé et par là ils se distinguent du bacille d'EBERTH. Ce résultat était du reste à prévoir, les pneumobacilles déterminant tous la coagulation du lait, conséquence d'une décomposition intense du lactose.

D'après VAN ERMENGEM et VAN LAER (1), les différentes variétés de bacille commun se développent bien dans la solution de NÆGELI, tandis que le bacille de la fièvre typhoïde y pullule fort mal. Cette différence peut servir comme élément de diagnostic. Or, nos pneumobacilles, qui revêtent déjà d'une façon si parfaite tant de caractères du bacille d'EBERTH, possèdent également ce dernier. Tandis que le bacille aérogène trouble fortement la solution précitée, les pneumobacilles n'y déterminent guère de trouble marqué et il est nécessaire de recourir au microscope pour se convaincre qu'il y a eu multiplication.

Quant à la réaction de l'indol, faite au moyen du nitrite de potassium et de l'acide sulfurique, elle fait aussi bien défaut dans nos cultures d'aérogène que dans celles des pneumobacilles. Les réactions ont été faites sur des bouillons renfermant des peptones de source différente : peptone CORNELIS, peptone de WHITE et une troisième peptone non déterminée.

Si nous résumons ces dernières expériences, nous trouvons qu'une seule barrière subsiste encore entre nos pneumobacilles et l'organisme de la fièvre typhoïde : leur action sur le lait, et encore cette dernière doit-elle s'entendre, non au point de vue de la fermentation, mais uniquement au point de vue de la coagulation. Sous tous les autres rapports, nous avons trouvé une identité satisfaisante. Déjà, lors de nos premières recherches, nous avons vu qu'on devait considérer les pneumobacilles comme des bacilles aérogènes moins exubérants, moins actifs. C'est précisément, comme ROUX et RODET le font observer, l'impression générale que le bacille typhique produit dans ses cultures, quand on le compare aux bacilles intestinaux, et il a suffi de laisser vivoter nos bacilles de FRIEDLÆNDER pendant quelques mois sur des terrains épuisés et empoisonnés, pour leur voir descendre encore de quelques degrés l'échelle de la puissance vitale, et leur faire perdre leur vigueur sur la pomme de terre et leur pouvoir fermentatif vis-à-vis du sucre le plus attaquable : le glucose. Si, dans cette espèce de dégénérescence, leur pouvoir coagulant avait sombré également, l'identification eût été complète. *Quoi qu'il en soit, cette évolution nous semble singulièrement favorable à la théorie de* MM. ROUX *et* RODET, *qui considèrent le bacille typhique comme une variété de coli-bacille.*

(1) VAN ERMENGEM et Van LAER : Op. cit.

Ces faits apportent en même temps un nouvel appui à l'opinion que nous exprimions plus haut, à savoir, qu'il ne faut pas s'exagérer l'importance d'un caractère isolé et s'en servir de suite pour créer, soit des types nouveaux, soit, ce qui est plus grave, des espèces nouvelles. MM. Achard et Renault ont commencé par admettre deux types de bacilles urinaires, qui appartiennent, comme on le sait aujourd'hui, au groupe des coli-bacilles ; plus tard, à mesure que leurs recherches sont devenues plus minutieuses, ils ont créé quatre nouveaux types, ce qui porte leur nombre à six. Germano et Maurea, qui ont étudié plus de quatre-vingts échantillons de bacilles intestinaux, admettent - dans leur collection l'existence d'environ trente espèces, - et ils ne doutent pas que, par des cultures artificielles, leur nombre irait encore en augmentant. Assurément, ces études sont très intéressantes pour nous renseigner sur la variabilité dont une espèce microbienne est susceptible, mais là se borne, à notre avis, leur utilité, d'autant plus qu'au point de vue pathogène, celui qui est bien le plus important pour nous, ces types, ces espèces et ces variétés perdent toute personnalité.

Nous croyons que, si l'on peut introduire des distinctions dans les coli-bacilles, on peut encore très bien s'en tenir aux anciennes désignations d'Escherich, qui ont bien aussi leurs droits et qui comportaient deux types : le *Bacillus coli communis* et le *Bacillus lactis aerogenes*. Si l'on trouve que les pneumobacilles méritent, à cause de leur torpeur, une distinction spéciale, nous croyons qu'indiquer cette variété par le nom de Friedlænder serait chose aussi juste pour son parrain qu'utile au point de vue de la bibliographie.

§ III.

Des rapports du Ferment lactique avec le Bacillus lactis aerogenes.

Les analogies nombreuses qui existent entre le ferment lactique de Pasteur et le bacille aérogène ont déjà éveillé l'attention d'Escherich (1), mais ce dernier, induit en erreur par une expérience de Hueppe (2), rejeta l'identité des deux organismes. Hueppe, en effet, avait posé en principe que l'oxygène était nécessaire à la fermentation lactique, et Escherich avait trouvé que son microbe décomposait le sucre d'une façon active, même quand il était soustrait au contact de l'air atmosphérique.

(1) Escherich : *Die Darmbacterien des Sauglings*. Stuttgart, 1886.

(2) Hueppe : *Untersuchungen über die Zersetzungen der Milch durch Mikroorganismen*; Mittheil. aus dem Kaiserl. Gesundh., II, 1884.

Il y a deux ans environ, MM. R. Wurtz et R. Leudet (1) firent paraître un travail dans lequel ils affirment l'identité des deux bacilles en question. A la même époque, nous étions occupés de cette question, et nous étions arrivés au résultat indiqué par les deux observateurs français. Une première partie de nos recherches a été faite parallèlement avec nos pneumobacilles, alors que ceux-ci se comportaient comme des bacilles aérogènes affaiblis; une seconde partie a été instituée dans ces derniers temps.

Nous avons travaillé avec plusieurs échantillons, provenant de lait que l'on nous apportait au laboratoire après qu'il s'était coagulé spontanément. En agissant ainsi, nous avions pour but d'éliminer toute supposition de contamination au laboratoire avec le bacille aérogène des selles ou des urines. Comme Wurtz et Leudet, nous avons trouvé que le lait, qui a tourné, renferme surtout le ferment lactique; quelquefois même celui-ci y forme une culture pure.

Un autre échantillon nous a été fourni par M. Kral, de Prague, sous le nom de *Bacillus acidi lactici.*

Comme nous venons de le dire, nous avons cultivé nos échantillons parallèlement avec le bacille aérogène des selles, qui nous servait de type, et avec nos différents pneumobacilles. Nous avons ainsi suivi, pas à pas, le développement du ferment lactique, et comparé à chaque heure la marche et l'aspect de ses cultures avec celles de nos autres organismes. L'identité du ferment avec le bacille intestinal ne laisse place à aucun doute. Comme ce dernier, le ferment lactique est un organisme poussant avec exubérance et rapidité. Dans les tubes roulés, les colonies de ces deux bacilles apparaissent en même temps; le trouble dans les milieux liquides a la même intensité; les enduits sur les milieux solides ont la même épaisseur; les gaz apparaissent en même temps; le glucose est détruit sensiblement avec la même rapidité, etc. Après la description donnée par Wurtz et Leudet, nous jugeons inutile d'insister davantage sur les cultures. La seule différence que nous ayons pu constater consiste dans un léger retard de la coagulation du lait; mais l'écart était faible, de quelques heures seulement, et variait, du reste, avec les échantillons.

Nous devons pourtant nous écarter sur un point de la description du bacille lactique donnée par ces auteurs. D'après eux, cet organisme forme des spores; « ces spores apparaissent comme des corpuscules sphériques,

(1) R. Wurtz et R. Leudet : *Recherches sur l'action pathogene du bacille lactique*; Arch. de méd. expér., t. III, 1891.

brillants, très réfringents, que l'on voit à l'une des extrémités du bâtonnet, rarement aux deux. - Pour notre part, nous n'avons jamais pu constater la sporulation chez le ferment lactique, pas plus que chez le bacille aérogène; on observe, il est vrai, dans certaines conditions, des granulations aux extrémités des bâtonnets, mais elles ne sont que des produits de dégénérescence, de la même nature que celles que H. BUCHNER a étudiées chez le bacille typhique.

Quant aux propriétés pathogènes, elles ont été de la part des deux savants français l'objet d'expériences nombreuses, à la suite desquelles ils ont conclu avec raison à l'identité d'action du ferment lactique et du bacille aérogène.

En voici quelques-unes destinées à compléter les expériences de ces auteurs.

Nous commençons par une expérience d'injection de ferment lactique dans la plèvre de lapin (culture sur pomme de terre à 10 o/o, tuée par le chloroforme). Les effets généraux et les effets locaux sont absolument les mêmes que ceux produits par le bacille aérogène.

TABLEAU XIII.

	POIDS	DOSE	SUITES
Lapin 1	960 gr.	0,5 cc.	Le jour même, malade. Dans l'après-midi du lendemain, tableau ordinaire de la paralysie. Pas de convulsions. *Mort* 52 heures après l'injection. Dans la plèvre droite, exsudat rougeâtre renfermant des globules de pus, mais pas de microbes. Intestin congestionné.
Lapin 2	1050 gr.	1 cc.	Trouvé en paralysie quatre heures après l'injection. *Mort* 5 heures après l'injection, sans convulsions. Dans la plèvre droite, aucun exsudat. Intestin distendu, congestionné. Quelques petites hémorrhagies. Rate gonflée.
Lapin 3	1140 gr.	2 cc.	Le lendemain, stade paralytique. Trouvé *mort* après 28 heures. Exsudat rougeâtre dans la plèvre, renfermant des globules de pus, mais pas de microbes.

D'un travail que l'un de nous exécuta avec M. BRION, il résulte que le poison du bacille aérogène se distingue de ceux des bacilles de la diphtérie, du tétanos et du choléra, en ce qu'il supporte, sans altération notable, des

températures de 100° et de 120° prolongées pendant 10 minutes. Les animaux, qui succombent au poison soumis à ces températures élevées, présentent absolument les mêmes symptômes que ceux qui sont inoculés avec les bacilles vivants. Le ferment lactique ne se comporte pas autrement.

TABLEAU XIV.

Même émulsion que celle qui a servi à l'expérience précédente chauffée à 100° et à 120° pendant dix minutes.

Injection dans la plèvre droite.

		POIDS	DOSE	SUITES
Émulsion chauffée à 100°	Lap. 1	940 gr.	1 cc.	Trouvé *mort* après cinq heures. Dans la plèvre un exsudat rougeâtre.
	Lap. 2	1080 gr.	2 cc.	Dans l'après-midi, très malade, position en boule. Les 2 jours suivants, se laisse mettre sur le flanc, et y reste sans opposer de résistance.
Émulsion chauffée à 120°	Lap. 3	1200 gr.	1 cc.	Le soir, position en boule. *Guérison.*
	Lap. 4	1200 gr.	2 cc.	Le soir même, stade paralytique avec accès convulsifs caractéristiques. *Meurt* pendant la nuit. Estomac avec quelques petites hémorrhagies. Intestin distendu, congestionné, présentant quelques hémorrhagies dans sa portion supérieure. Matières molles à l'anus. Rate grosse.

Si l'on compare ces résultats à ceux du tableau XIII et si l'on tient compte de l'ensemble, on trouve que le poison a conservé sensiblement son activité.

Les symptômes présentés par ces animaux ne se distinguèrent en rien de ceux produits par les bacilles non chauffés. Nous signalons surtout à ce sujet le lapin IV, qui présenta, outre la paralysie, des accès tétaniformes très prononcés, spontanés, en apparence du moins, ou produits à volonté par les manipulations diverses. Il eut également de la diarrhée. Quant aux constatations microscopiques, elles ne s'écartent pas non plus du tableau ordinaire.

Ces expériences achèvent de compléter l'identité du ferment lactique avec le bacille intestinal.

Pour rendre la similitude aussi complète que possible, terminons par deux expériences sur le chien, animal auquel Wurtz n'a pas étendu le parallèle entre les deux organismes.

A dose moyenne, le bacille aérogène produit chez le chien un accès fébrile franc, avec indisposition générale et des vomissements; quelquefois il provoque également des selles.

Voici une expérience qui montre l'effet produit par le ferment lactique à dose moyenne.

CHIEN DE 2600 GRAMMES.

15 février	11,10 h.	Injection de 8 cc. d'émulsion morte dans la plèvre droite.
	11,20 h.	Animal déjà malade, se couche dans un coin.
	11,45 h.	Vomissement alimentaire abondant. Est couché sur le côté et frissonne.
	3 h.	Même état. T. R. 41°.
	6 h.	Même état. T. R. 39,7°.
16 février	8,35 h.	Amélioration notable. T. R. 39,6°.
	12 h.	T. R. 39,5.

Ainsi, l'animal a réagi par une fièvre élevée de 41°; le lendemain, il possède une chaleur presque normale. Nous le tuâmes après la dernière prise de température, mais sans rien trouver d'anormal, sauf dans la plèvre un exsudat rougeâtre, trouble.

Si l'on donne des doses plus considérables, on produit exactement les mêmes lésions intestinales que celles que l'un de nous a décrites en collaboration avec M. Van den Bergh (1). Ces lésions consistent en une congestion de l'estomac, en une congestion intense, avec hémorrhagies, de l'intestin grêle, et en une altération analogue du gros intestin, mais limitée ici aux sommets des plis de la muqueuse. En outre, on note une desquammation intense de l'épithélium, qui se détache par lambeaux, que l'on retrouve du vivant de l'animal dans ses selles. La mort survient avec une hypothermie profonde.

A un chien de 3500 gr., nous injectons à 8 heures, dans la plèvre, 18 cc. de la même émulsion que précédemment.

12 h.	Couché dans un coin. A eu un vomissement abondant. T. R. 39°9.
5 h.	Même état; diarrhée. T. R. 38°7.
9,30 h.	T. R. 36°4. L'animal a été pris plusieurs fois de nausées, mais ses efforts n'ont rien ramené.

Le lendemain, nous le trouvons mort. Pendant la nuit, il a eu des selles liquides, noires, qui, au microscope, se révèlent comme constituées par du sang. On y trouve de beaux lambeaux de cellules épithéliales.

---

(1) Denys et Ch. Van den Bergh : Op. cit.

Si nous comparons cet empoisonnement à celui que nous ont présenté un grand nombre de fois les chiens injectés avec un vrai coli-bacille, nous n'hésitons pas à dire que l'un imite l'autre jusque dans ses moindres détails. La similitude s'étend également aux lésions; en effet, nous trouvâmes à l'autopsie de notre animal :

La plèvre remplie d'un exsudat trouble, rougeâtre, montrant au microscope des globules de pus, des globules rouges et de très rares bâtonnets. Cette dernière constatation nous permet d'attribuer la mort au poison injecté, et non à une infection secondaire. Dans ce cas, le liquide de la plèvre aurait dû nous montrer une culture ;

L'estomac fortement congestionné, avec des hémorrhagies;

L'intestin grêle rouge intense dans toute son étendue, et renfermant un liquide sanguinolent;

Les sommets des plis du gros intestin rouges dans toute leur longueur.

Quant à l'épithélium, nous avons vu que les matières intestinales émises pendant la vie en renfermaient des lambeaux. Nous avons dû nous contenter de vérifier sa chute par l'examen de ces matières, sa constatation dans l'intestin même ayant perdu toute valeur, par suite de la mort de l'animal pendant la nuit.

Nos expériences sur le lapin nous permettent de conclure, comme WURTZ *et* LEUDET, *que le ferment lactique et le bacille aérogène exercent sur cet animal la même action. Nos expériences sur les chiens permettent d'étendre la similitude d'action également à ces derniers animaux. Cette identité se poursuit jusque dans les détails : action des cultures chauffées, action sur le tube digestif du chien.*

Outre le pneumobacille de FRIEDLÆNDER et le ferment lactique, nous avons fait quelques études avec trois autres organismes, qui présentent à la lecture des auteurs de nombreuses analogies avec le bacille aérogène :

Ce sont :

1° *Le bacille du rhinosclérome*, dont nous devons un échantillon à M. le prof. NETTER et un autre à M. le prof. BABÈS. Cet organisme, dans les différents milieux de culture où nous l'avons ensemencé, s'est comporté comme un bacille aérogène extrêmement chétif. Le bacille de FRIEDLÆNDER constituait la transition entre les deux. Dans certains milieux, le bacille du rhinosclérome ne se développait pas du tout; dans d'autres, il donnait des cultures maigres, poussant avec lenteur.

2° *Le Bacillus pseudopneumonicus.* Les quelques essais que nous avons institués avec lui mériteraient d'être continués. Ce microbe ne paraît être qu'une variété de coli-bacille.

3° *Le Bacillus crassus sputigenus.* D'après la description des auteurs, cet organisme promettait de fournir des cultures identiques à celles du bacille aérogène, mais, comme elles présentaient sur la gélatine une légère fluorescence verte, nous avons interrompu le parallèle.

4° Certains organismes décrits dans ces derniers temps dans les inflammations des glandes mammaires des vaches paraissent aussi se rapporter au coli-bacille.

5° Comme MACAIGNE le fait remarquer avec raison dans sa monographie sur le *Bacterium coli commune*, le *Bacillus enteriditis de Gärtner* présente les rapports les plus étroits avec les bacilles de l'intestin. Tous ces rapprochements, qui deviendront peut-être un jour des identités, sont de nature à nous faire voir de mieux en mieux le rôle considérable joué par le coli-bacille. Bien qu'il soit arrivé un des derniers sur la liste des organismes pathogènes, il a conquis parmi ceux-ci une place des plus importantes, et son action semble s'étendre de la pathologie humaine et animale à l'industrie laitière.

CONCLUSIONS.

A. *Rapports du pneumobacille de* FRIEDLÆNDER *avec le bacille aérogène et le bacille typhique.*

Lors de notre première série d'expériences, les quatre pneumobacilles dont nous avons pu disposer se distinguaient du bacille aérogène dans les différents milieux de culture, uniquement par une rapidité moins grande dans le développement et une exubérance moindre de la culture. Il n'y a d'exception que sur la pomme de terre ; là, les pneumobacilles poussent aussi vite et aussi abondamment que le bacille de l'intestin.

Les cultures dans le lait permettent de constater qu'il y a des différences de vitalité non seulement entre les pneumobacilles d'un côté et le bacille aérogène de l'autre, mais aussi entre nos différents échantillons de pneumobacilles.

Par des cultures successives dans le lait, ces différences de vitalité s'effacent, et les différents pneumobacilles parviennent à coaguler le lait avec la même rapidité que le bacille aérogène.

Les pneumobacilles exercent sur le lapin, le chien et les cobayes, la même action que le bacille aérogène. (Empoisonnement aigu, empoisonnement chronique, lésions anatomiques.)

Nous concluons qu'il n'y a pas lieu d'admettre deux espèces distinctes : le bacille aérogène et le pneumobacille. Ces deux organismes ne sont que des variétés d'une même espèce.

Lors de notre deuxième série d'expériences, nous avons trouvé que nos pneumobacilles s'étaient modifiés profondément.

1° Ils avaient perdu la faculté de donner avec le glucose et le lactose un dégagement de gaz, bien entendu en l'absence de carbonate de chaux.

2° Ils ne donnaient sur la pomme de terre qu'une couche à peine visible.

Par ces deux caractères, ils s'étaient rapprochés étonnamment du bacille de la fièvre typhoïde, cependant ils continuaient à coaguler le lait et à décomposer énergiquement le lactose. Nous devons pourtant remarquer que le lait ne se coagulait plus de la même façon qu'antérieurement; la coagulation était plus rapide, mais elle n'était plus suivie de rétraction du caillot. Les pneumobacilles avaient conservé leur action brutale sur le lait, mais ils ne l'exerçaient plus de la même façon, de sorte que ce pouvoir même avait subi des modifications importantes.

Ce rapprochement entre nos pneumobacilles et le bacille typhique fournit un nouvel argument en faveur de la doctrine de Rodet et Roux sur l'identité du bacille commun de l'intestin et du bacille de la fièvre typhoïde.

B. *Rapports du ferment lactique avec le bacille aérogène.*

Nos expériences sur ce sujet, commencées indépendamment de celles de Wurtz et Leudet, confirment entièrement la thèse de ces derniers auteurs sur l'identité de ces deux organismes. Nos expériences ont d'autant plus de valeur, que nous avons pu étendre le parallèle à des propriétés non étudiées par les bactériologistes français.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
G. GILSON, PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE, J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME IX

2e FASCICULE.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de Namur, 11.

1893

LES

TERMINAISONS NERVEUSES

intra-épidermiques

CHEZ QUELQUES MAMMIFÈRES

PAR

A. VAN GEHUCHTEN
PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

(*Mémoire déposé le* 10 *janvier* 1893.)

LES TERMINAISONS NERVEUSES INTRA-ÉPIDERMIQUES

Depuis que MAX SCHULTZE (1) a découvert, dans les cellules bipolaires de la muqueuse olfactive, la terminaison périphérique ou plutôt l'origine réelle des fibres du nerf olfactif, et que HENSEN (2), en se basant sur des considérations embryologiques, a émis sa théorie sur l'origine des nerfs, théorie d'après laquelle les fibres nerveuses étant d'origine ectodermique doivent toujours se terminer dans les cellules de l'ectoderme, un grand nombre de travaux ont été publiés affirmant et niant tour à tour l'existence de fibres nerveuses dans le tissu épithélial.

L'objet qui a été étudié avec le plus de soins est, sans contredit, l'épithélium antérieur de la cornée. La découverte faite par HOYER (3) de la pénétration des fibres nerveuses entre les cellules de cet épithélium fut confirmée par COHNHEIM (4) qui, grâce à la coloration par le chlorure d'or, — réactif qu'il introduisit dans la technique microscopique, — put donner une idée du nombre considérable de fibrilles nerveuses pénétrant entre ces rangées épithéliales. Toutes ces fibrilles finissent librement par un petit bouton terminal, entre les cellules, au voisinage de la surface antérieure de

(1) MAX SCHULTZE : *Ueber die Endigungsweise der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut*; Monatsber. der königl. Akad. d. Wiss., Berlin, nov. 1856. — *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut...*; aus den Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. VII, besonders abgedruckt; Halle, 1862.

(2) HENSEN : *Ueber die Entwicklung der Gewebe und der Nerven im Schwanze der Froschlarven*; Archives de Virchow, Bd 31, 1864. — *Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 4, p. 111, 1868.

(3) HOYER : *Ueber den Austritt von Nervenfasern in das Epithel der Hornhaut*; Arch. f. Anat. u. Phys., 1866, p. 180.

(4) COHNHEIM : *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Hornhaut der Saugethiere*; Vorl. Mitth.; Centralbl. f. die med. Wiss., 1866, n° 26. — *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Hornhaut*; Virchow's Arch., Bd 38, 1867.

la cornée, ainsi que l'ont établi les recherches ultérieures de KÖLLIKER, ENGELMANN, HOYER et beaucoup d'autres.

L'existence de fibres nerveuses dans l'épithélium antérieur de la cornée est un fait définitivement acquis à la science, et n'est plus, de nos jours, contestée par personne.

Le chlorure d'or fut ensuite appliqué à l'étude des nerfs de l'épithélium cutané et donna entre les mains des différents auteurs les résultats les plus divergents et les plus contradictoires. Non seulement les auteurs ne sont pas d'accord sur le mode de terminaison intercellulaire ou intracellulaire des fibres nerveuses intra-épidermiques, mais quelques-uns nient même d'une manière absolue la pénétration d'éléments nerveux dans l'épiderme et acceptent que les fibres nerveuses sensitives se terminent dans les couches superficielles du derme soit librement, soit au moyen de corpuscules spéciaux.

LANGERHANS (1) le premier réussit à mettre en évidence, au moyen du chlorure d'or, les fibres nerveuses dans l'épiderme de l'homme; il put les y poursuivre jusque dans la couche de MALPIGHI. En même temps que ces fibres nerveuses intra-épidermiques, LANGERHANS décrivit dans l'épiderme l'existence de cellules ramifiées, déjà signalées par KÖLLIKER (2) dans la peau de la souris, et se colorant en noir par le chlorure d'or. Bien qu'il n'eût pu établir une relation directe entre ces corpuscules étoilés et les fibres nerveuses, LANGERHANS était cependant porté à les considérer comme des cellules nerveuses terminales. D'autre part, plusieurs auteurs assurèrent avoir observé cette relation directe entre les cellules ramifiées et les fibres nerveuses : PODCOPAËW (3) dans la peau du lapin, CHRSCHTSCHONOWITSCH (4) dans la muqueuse vaginale du chien et du lapin, et ELIN (5) dans l'épithélium de la voûte palatine et du voile du palais chez le lapin. EIMER (6), ayant retrouvé ces cellules en nombre considérable dans la peau du pis de la vache, regarde comme établie leur relation avec les fibres nerveuses. En les comparant avec

(1) LANGERHANS : *Ueber die Nerven der menschlichen Haut*; Virchow's Archiv, Bd. 44, 1868, p 325.

(2) KÖLLIKER : *Handbuch der Gewebelehre*; 5 Auflage.

(3) PODCOPAËW : *Ueber die Endigung der Nerven in der epithelialen Schicht der Haut;* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5, pp. 506-508, 1869.

(4) CHRSCHTSCHONOWITSCH : *Beitrage zur Kenntniss der feineren Nerven der Vaginalschleimhaut*; Sitzungsber. d. K Akad. d. Wiss, Wien, Bd. 63, 1871.

(5) ELIN : *Zur Kenntniss der feineren Nerven der Mundhohlenschleimhaut;* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7, pp. 382-388, 1871.

(6) EIMER : *Ueber die Nervenendigung in der Haut der Kuhzitze*; Arch. f. mikr. Anat., Bd 8, pp. 643-646, 1872.

des dispositions spéciales qu'il avait observées chez les animaux inférieurs (1), il conclut que l'on doit y voir des cellules ganglionnaires périphériques.

Ces cellules ramifiées furent retrouvées dans l'épiderme de l'homme et de différents mammifères par EBERTH (2), qui ne put cependant se convaincre de leur connexion avec les fibres nerveuses ; par SERTOLI (3), dans les papilles foliées du cheval, qui les prend en partie pour des éléments nerveux, en partie pour des cellules migratrices ; par MERKEL (4) qui les considère comme des cellules pigmentaires ramifiées dépourvues de pigment ; par ARNSTEIN (5), BONNET (6), RANVIER (7) et beaucoup d'autres qui y voient exclusivement des cellules migratrices, idée qui est généralement acceptée de nos jours et qui a été admise par LANGERHANS (8) lui-même à la suite de l'examen des préparations au chlorure d'or de RANVIER.

En même temps que l'on mettait ainsi hors de doute la véritable nature des cellules étoilées de LANGERHANS, la plupart des auteurs confirmaient l'existence de fibres nerveuses intra-épidermiques se terminant librement entre les cellules épithéliales, sans dépasser toutefois les cellules superficielles de la couche muqueuse de MALPIGHI.

Ces fibres furent signalées par EBERTH, KROHN (9), RANVIER, STÖHR et KÖLLIKER dans l'épiderme de l'homme ; par PODCOPAËW, EBERTH et KROHN dans l'épiderme du lapin ; par ELIN dans l'épithélium de la voûte palatine et du voile du palais chez le même animal ; par MOJSISOVICS (10), MERKEL, RANVIER (11) et FLEMMING (12) dans le groin du cochon ; par EIMER (13),

(1) EIMER : *Vorlaufige Mittheilungen über die Nerven von Beroë* ; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 8, pp. 647-651, 1872.

(2) EBERTH : *Die Endigung der Hautnerven* : Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6, pp. 225-228, 1870.

(3) SERTOLI : *Osservazioni sulle terminazioni dei nervi del gusto* ; Gazetta medico-veterin. 1872.

(4) MERKEL : *Tastzellen und Tastkorperchen bei den Hausthieren und beim Menschen* ; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, pp. 636-652, 1875.

(5) ARNSTEIN : *Die Nerven der behaarten Haut* ; Sitzungsb. der Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 74, III. Abth., pp. 203-230, 1876.

(6) BONNET : *Studien über die Innervation der Haarbälge der Hausthiere* ; Morphologisches Jahrbuch, Bd. 4, 1878, pp. 387 et 388.

(7) RANVIER : *Traite technique d'histologie* ; Paris, 1889.

(8) LANGERHANS : *Berichtigung* ; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 20, p. 643.

(9) KROHN : *Om folenervenes forlobi mangelags pladeepithelierne* ; Afhandle for doktorsgraden in Med., Kjöbenhavn, 1875 (Schwalbe's Jahresbericht).

(10) MOJSISOVICS : *Ueber die Nervenendigung in der Epidermis der Säuger* ; Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., Wien, t. 73, III. Abth., pp. 69-80, 1876.

(11) RANVIER : *Nouvelles recherches sur les organes du tact* ; Comptes rendus, 1880.

(12) FLEMMING : *Zur Kenntniss der sensiblen Nervenendigung* ; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19, pp. 513-528, 1881.

(13) EIMER : *Die Schnautze des Maulwurfs als Tastwerkzeug* ; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 7, pp. 181-191, 1871.

JOBERT (1), MOJSISOVICS (2) et RANVIER dans le museau de la taupe; par RANVIER dans le museau du rat, du chat, de la souris et de la musaraigne; par PALADINO (3) dans la lèvre du cheval; par WJELIKY (4) dans la couche de MALPIGHI de l'oreille des carnassiers et des rongeurs; par CIACCIO (5) dans l'épithélium de la conjonctive oculaire; par LANGERHANS, DITLEVSEN (6), MERKEL (7) et d'autres dans la peau des amphibiens; par SERTOLI (8) dans les papilles foliées du cheval; par MITROPHANOW (9) dans l'épithélium de la queue des têtards de grenouille; par ARONSON (10) dans la peau du clitoris du lapin (méthode au bleu de méthylène); par SÉVERIN (11) dans la langue du lapin, du porc et du cobaye et dans la voûte palatine du cheval; par MERKEL (12) dans la peau des tortues, des oiseaux et des mammifères; et par ROSENBERG (13) dans l'épithélium de la langue des mammifères. CHRSCHTSCHONOWITSCH, KROHN et d'autres retrouvèrent des fibres nerveuses dans l'épithélium de plusieurs muqueuses.

La plupart de ces recherches ont été faites en colorant les fibres nerveuses par le chlorure d'or soit d'après la méthode de COHNHEIM, soit surtout d'après la méthode de RANVIER, qui donne des résultats plus nets et plus constants. La description que RANVIER donne de ces fibres intra-épidermiques est devenue classique. Dans les coupes de la peau de la pulpe des doigts, chez l'homme, traitée par le chlorure d'or, « on voit, dit-il, des fibres nerveuses colorées en violet foncé s'avancer dans les papilles, en gagner la surface et,

(1) JOBERT : *Études d'Anatomie comparée sur les organes du toucher*, etc.; Annales des sc nat., zoologie, t. 16, 1872.

(2) MOJSISOVICS : *Ueber die Nervenendigung in der Epidermis der Sauger*; Sitzungsber. d. K. Akad d. Wiss., Wien, t. 71, Abth. III, pp. 241-247, 1875.

(3) PALADINO : *Sulla terminazione dei nervi cutanei della labbra*; Bullettino dell'associazione dei naturalisti medici per la mutua istruzione, n. 10, 1871.

(4) WJELIKY : *Ueber die Nervenendigung in den Haarbalgen der Saugethiere*; Ref. in Schwalbe's Jahresbericht, . 1872.

(5) CIACCIO : *Osservazioni intorne alla struttura della conjunctiva umana*; Bologne, 1874.

(6) DITLEVSEN : *Beitrag zur Kenntniss der Nerven der Oberhaut*; Centralbl. f. medic. Wiss., 1876.

(7) MERKEL : *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere*; Rostock, 1880, pp 162-163.

(8) SERTOLI : *Osservazioni sulle terminazioni dei nervi del gusto*; Gazetta medico-veterin., 1874.

(9) MITROPHANOW : *Endigung der Nerven im Epithel der Kaulquappen*; Arch. f Anat. u. Phys., Phys Abth., pp. 191-201, 1884.

(10) ARONSON : *Beitrage zur Kenntniss der centralen und peripheren Nervenendigungen*; Inaugur. Diss., Berlin, 1886.

(11) SEVERIN : *Untersuchungen über das Mundepithel*; Archiv f mikr. Anat., Bd. 26, pp 81-87, 1886.

(12) MERKEL : Loc. cit., pp. 164-165.

(13) ROSENBERG : *Ueber Nervenendigungen in der Schleimhaut und im Epithel der Saugethier-zunge*; Sitzungsber. d. K. Akad d. Wiss., Wien, Bd. 93, III. Abth., pp. 164-199, 1886.

après avoir suivi sous la membrane propre un trajet plus ou moins long, plus ou moins compliqué, et quelquefois s'être anastomosées avec des fibres voisines, donner des branches sans myéline qui pénètrent dans l'épiderme.

Ces branches se divisent ensuite; leurs rameaux deviennent sinueux, s'anastomosent parfois, se divisent encore, se recourbent en directions diverses et finalement se terminent par des boutons entre les cellules du corps muqueux de MALPIGHI. Jamais ces boutons ne dépassent le *stratum granulosum*.... Dans les couches profondes de l'épiderme, les fibres nerveuses sont assez régulières, mais, à mesure qu'elles se rapprochent des couches superficielles, elles montrent des varicosités de plus en plus accusées, et souvent même elles paraissent constituées à leurs extrémités par de petites boules isolées disposées en série. (1) »

Quelques auteurs, tout en admettant l'existence de fibres nerveuses intra-épidermiques et leur terminaison intercellulaire, contestent la terminaison de ces fibrilles par bouts libres, et pensent que la terminaison nerveuse intra-épithéliale se fait par un réseau nerveux. KLEIN (2), pour l'épithélium de la cornée, et surtout ARNSTEIN (3), pour l'épiderme de la souris, défendent cette manière de voir. Dans la couche de MALPIGHI, dit ce dernier auteur, on voit « dunkel gefärbte Fäden zwischen den Epithelzellen, diese Fäden anastomosiren unter einander und bilden ein *intraepitheliales Netz*, das aber insofern unvollständig ist, als viele Fäden scheinbar frei zwischen den Epithelzellen endigen. » Il croit que ces terminaisons libres sont dues à des réductions incomplètes par le chlorure d'or. WALDEYER, qui avait partagé la même manière de voir (4), accepte une terminaison nerveuse par bouts libres, en se basant sur les recherches de IZQUIERDO (5).

Cette terminaison libre *intercellulaire* n'est cependant pas reconnue par tous ceux qui admettent l'existence de fibres nerveuses intra-épithéliales.

En 1864, HENSEN, en étudiant la genèse des tissus et des nerfs dans la queue des têtards de grenouille, décrivit des fibres nerveuses qui pénètrent dans l'épithélium pour aller se terminer dans les nucléoles des cellules

(1) RANVIER : *Traité technique d'histologie*; Paris, 1889, pp. 691-692.

(2) KLEIN : *On the peripheral distribution of non medullated nerve fibres*; Quater. Journ. of microsc. Science, p. 405, 1871.

(3) ARNSTEIN : *Die Nerven der behaarten Haut*; Sitzungsber. d. K. Akad. d Wiss., Wien, Bd. 74, III. Abth., pp. 203-230, 1876.

(4) WALDEYER : *Microscopische Anatomie der Cornea*; Handb. der gesammten Augenheilkunde v. Graefe und Sämisch, Bd. 1. p. 169, 1874.

(5) WALDEYER : *Ueber die Endigungsweise der sensiblen Nerven*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 17, p. 379, 1880.

épithéliales, chacune de celles-ci recevant régulièrement autant de fibres nerveuses qu'elle possède de nucléoles. Ce fait lui servit de base à sa théorie, d'après laquelle chaque fibre nerveuse est en connexion intime avec une cellule de l'ectoderme. Les cellules épidermiques représenteraient ainsi de véritables organes nerveux terminaux.

Contestée par EBERTH (1), l'existence de cette terminaison nerveuse intra-cellulaire fut défendue par HENSEN dans une seconde publication (2), et acceptée par KOVALEVSKY (3) pour la peau de l'*Amphioxus lanceolatus*, et par LIPMANN (4) pour les cellules endothéliales de la membrane de DESCEMET.

DITLEVSEN, dans un travail paru en 1876, décrit l'entrée des fibres nerveuses dans l'épiderme de la peau de grenouille. D'après cet auteur, ces fibres se termineraient dans les cellules épithéliales, aussi bien dans celles qui constituent la couche profonde que dans les cellules des couches moyennes et même de la couche cornée. Ces cellules épithéliales sont considérées par DITLEVSEN comme des cellules terminales. L'existence de ces fibres nerveuses intra-épithéliales a été confirmée par MERKEL; mais, pour ce savant, la terminaison se fait par une partie épaissie entre les cellules de la seconde couche épithéliale.

LEBOUCQ (5) combat également l'opinion de HENSEN : à savoir, la terminaison des fibres nerveuses dans le nucléole des cellules épithéliales. Sur des larves de batraciens examinées immédiatement après leur sortie de l'œuf, l'épiderme n'est formé que de deux rangées cellulaires. Entre les cellules de la couche profonde, il en signale quelques-unes à protoplasme granuleux qu'il identifie avec les cellules muqueuses de LEYDIG et avec les cellules tactiles (Fühlzellen), décrites par LANGERHANS chez l'*Amphioxus* et qui paraissent, d'après lui, en rapport avec des terminaisons nerveuses.

Outre ces cellules granuleuses, probablement de nature nerveuse, LEBOUCQ décrit encore, entre les cellules de la couche profonde, des corpuscules nerveux, logés au milieu de la matière cimentaire, et émettant des prolongements qui se continuent avec des fibrilles nerveuses. Ce seraient là

(1) EBERTH : *Zur Untersuchung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 2, pp. 490-503, 1866.

(2) HENSEN : *Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven*; Archiv f. mikr Anat., p. 111, Bd. 4, 1868.

(3) KOVALEVSKY : Cité d'après HENSEN.

(4) LIPMANN : *Ueber die Endigungen der Nerven im eigentlichen Gewebe und im hintern Epithel der Hornhaut des Frosches*; Archives de Virchow. Bd. 48, p. 218.

(5) LEBOUCQ : *Recherches sur le développement et la terminaison des nerfs chez les larves de batraciens*; Bulletins de l'Acad royale des Sciences de Belgique. 1876, pp. 561-582.

des corpuscules nerveux terminaux que LEBOUCQ identifie avec les cellules étoilées de LANGERHANS dans l'épiderme de l'homme.

En 1882, PFITZNER (1) publia ses recherches sur l'épithélium de la queue des têtards de grenouille et de salamandre. Il retrouva dans le corps de ces cellules épithéliales les éléments particuliers décrits par EBERTH et LEYDIG, mais, contrairement à l'opinion de ces auteurs, il les considère comme la véritable terminaison des fibres nerveuses intra-épithéliales. D'après PFITZNER, chaque cellule épithéliale reçoit deux fibres nerveuses, dont l'une doit être considérée comme motrice et l'autre comme sensitive. Cette terminaison ne se fait pas dans le noyau, mais à l'intérieur du corps cellulaire. Cette disposition se retrouverait, non seulement chez la grenouille et la salamandre adultes, mais aussi chez les mammifères (museau de jeune chien) et même chez l'homme, de sorte que « selbst beim Menschen jede Zelle des Stratum mucosum in der beschriebenen Weise mit zwei intracellularen Nervenendigungen versehen ist (2). »

UNNA (3) a confirmé ces assertions de PFITZNER pour autant qu'elles se rapportent à l'épiderme de l'homme. Il prétend avoir constaté dans chaque cellule de la couche de MALPIGHI deux terminaisons nerveuses. Outre ces nerfs intracellulaires, il admet aussi l'existence de terminaisons libres intercellulaires.

CANINI (4) et GAULE (5) ne trouvèrent dans chaque cellule épithéliale de la queue de têtard qu'un seul élément connu sous le nom de corps de EBERTH-LEYDIG. Ils identifient ces éléments avec les bâtonnets décrits par PFITZNER et s'efforcent de démontrer leur nature nerveuse. CANINI n'a pas pu établir la connexion de ces éléments avec les fibres nerveuses, tandis que GAULE prétend avoir vu leur continuité avec les fibres du derme.

MITROPHANOW (6), en étudiant le même objet que PFITZNER, CANINI et GAULE, arrive à la conclusion suivante : les éléments intracellulaires de EBERTH et de LEYDIG sont des corps d'une nature spéciale qui n'ont rien de commun avec les terminaisons nerveuses. Les fibres verticales que l'on a

(1) PFITZNER : *Nervenendigungen im Epithel*; Morpholog. Jahrb., Bd. 7, pp. 726-745, 1882.

(2) PFITZNER : Ibid ; p. 744. Anmerkung

(3) UNNA : Monatshefte für prakt. Dermatologie, Bd. 1, n° 8, 1882.

(4) CANINI : *Die Endigungen der Nerven in der Haut des Froschlarvenschwanzes*; Archiv f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., pp. 149-153, 1883.

(5) GAULE : *Ergänzende Bemerkungen zu vorstehender Arbeit*; Ibid., pp. 154-160.

(6) MITROPHANOW : *Endigung der Nerven im Epithel der Kaulquappen*; Archiv f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., pp. 191-201, 1884.

décrites comme reliant ces éléments de EBERTH au plexus nerveux sous-épithélial sont des fibres conjonctives dépendant de la membrane basale. Les véritables fibres nerveuses partent du plexus sous-cutané ou fondamental et se terminent par des boutons libres entre les cellules épithéliales de la première rangée.

Pour WOLFF (1), les fibres nerveuses se terminent, dans la queue des têtards, par des parties effilées dans le tissu muqueux sous-épithélial. Le réseau nerveux sous-épithélial décrit par PFITZNER et CANINI ne serait formé que par les prolongements anastomosés des cellules du tissu muqueux; tandis que les fausses terminaisons nerveuses décrites par eux dans les cellules épithéliales « sind wahrscheinlich Reste der schlecht erhaltenen Kernstructur ».

Dans ses recherches histologiques sur les larves des batraciens, KÖLLIKER (2) combat les manières de voir de HENSEN et de PFITZNER. Il décrit dans l'épiderme des têtards de *Rana* et de *Hyla*, des cellules particulières situées, à des distances variables l'une de l'autre, en dessous de la rangée cellulaire la plus superficielle, et pourvues d'un prolongement se terminant sur la face libre de l'épiderme. Dans les larves de *Bombinator*, *Pelobates*, *Triton*, *Salamandra maculata* et *Siredo*, ces éléments faisaient défaut. KÖLLIKER les désigne sous le nom de *Stiftchenzellen*. Il les compare à des éléments analogues situés dans les organes de la ligne latérale des mêmes larves, et émet l'hypothèse qu'ils représentent des appareils nerveux terminaux, d'autant plus que, dans certains cas, il croit avoir vu une fibre nerveuse se continuer avec leur corps cellulaire. Dans les larves de *Rana* et de *Hyla*, ce seraient les seules terminaisons nerveuses de l'épiderme. Dans les larves où ces éléments font défaut, il admet l'existence de fibres nerveuses intra-épidermiques, sans pouvoir cependant établir leur mode de terminaison.

MITROPHANOW (3) voit dans les *Stiftchenzellen* de KÖLLIKER des éléments glandulaires analogues aux cellules muqueuses de LEYDIG dans l'épithélium des larves de salamandre; le petit prolongement périphérique ne serait qu'une goutte de produits d'excrétion engagée entre les cellules superficiel-

(1) WOLFF : *Die Nerven des Froschlarvenschwanzes*; Archiv f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., 1884, p. 178.

(2) KÖLLIKER : *Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven*; Zool. Anz., Jahrg. VIII, pp 439-441. 1885. — *Histologische Studien an Batrachierlarven*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, pp. 1-40. 1886.

(3) MITROPHANOW : *Die Nervenendigungen im Epithel der Kaulquappen und die « Stiftchenzellen » von Professor* A. KÖLLIKER; Zool. Anz., Jahrg. IX, pp 548-553. 1886.

les. Les fibres nerveuses se terminent, au contraire, librement par des épaississements périphériques entre les cellules épithéliales.

Macallum (1), dans ses recherches sur les nerfs de la peau de la grenouille, a employé la coloration successive par la nigrosine et la safranine. La nigrosine colore, d'après lui, les éléments de Eberth, tandis que la safranine mettrait en évidence les fibres nerveuses intra-épidermiques. Comme conclusions de ses recherches, il admet l'existence de terminaisons nerveuses intracellulaires et intercellulaires provenant en partie du plexus nerveux sous-cutané ou fondamental et d'un plexus à mailles plus étroites situées immédiatement en dessous des cellules épithéliales. Du plexus fondamental partent des fibres nerveuses, qui pénètrent dans l'épiderme et se terminent toutes *entre* les cellules en présentant un épaississement. Du réseau nerveux sous-épithélial partent des fibres nerveuses plus grêles, qui se terminent en partie entre les cellules, en partie dans les cellules épithéliales elles-mêmes. Ces fibrilles sont très nombreuses. Chaque cellule épithéliale reçoit au moins une, d'ordinaire deux, quelquefois trois ou plus de ces fibrilles terminales. Celles-ci se terminent dans le voisinage du noyau. Elles occupent toujours le centre des éléments de Eberth; aussi Macallum considère-t-il ces éléments comme de simples gaines protectrices des terminaisons nerveuses intracellulaires.

Macallum attribue une fonction différente à ces deux espèces de fibrilles terminales. Les terminaisons intercellulaires dépendant du plexus fondamental serviraient à recueillir les impressions sensitives. Le réseau nerveux sous-épithélial, et les terminaisons inter- et intracellulaires qui en dépendent, seraient au contraire des éléments sécrétoires ou trophiques.

En 1886, Frenkel (2), travaillant sous la direction de Gaule, reprend l'étude des éléments de Eberth. Il défend les assertions de Canini contre les objections de Mitrophanow. Les nerfs interépithéliaux de ce dernier sont pour lui des éléments de Eberth qui envoient un prolongement entre les cellules de la rangée basale, mais dont la partie principale se trouve dans les cellules de la deuxième rangée. En étudiant le mode de développement des éléments de Eberth sur de jeunes têtards, il arrive à cette conclusion étrange, que les éléments signalés par Eberth se forment aux dépens

(1) Macallum : *The Nerve Terminations in the cutaneous Epithelium of the Tadpole*; Quat. Journal, T. 16, pp. 53-70, 1885.

(2) Frenkel : *Nerv und Epithel am Froschlarvenschwanze*; Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., pp. 415-429, 1886.

du noyau des cellules épithéliales, et, une fois devenus indépendants, ils se mettent en rapport direct avec les fibres nerveuses du derme, dont ils deviennent le bout terminal intracellulaire. Ces éléments de EBERTH n'existent cependant pas toujours dans toutes les cellules épithéliales. Ils font défaut notamment dans l'épiderme des toutes jeunes larves, et dans les cellules épidermiques au repos de larves plus âgées. Ils n'apparaissent que quand la cellule va se diviser. Il est assez difficile de rendre exactement l'étrange manière de voir de FRENKEL. Voici comment il s'exprime lui-même : „ Kurz das Gebilde ist ein besonderes aus dem übrigen sich aussondernder Theil der Zelle, welcher während die Zelle ihre Organisation und Lage ändert, den Zusammenhang mit den Nerven aufrecht erhält und so die Continuität des nervösen Zusammenhanges mit der Zelle vermittelt. Aber die Bedeutung ist noch eine weitergehende. Die Gebilde sind vergänglich. Sie treten erst während der Umbildung auf und verschwinden wenn diese vollendet ist.... Aber wenn die Zelle eben ein partielles Absterben erleidet, da sondern sich in ihr bestimmte Substanzen aus, welche zu dem Nerven in besonderer Beziehung treten und die Ansammlung dieser Substanzen bildet eben das intracelluläre Gebilde. Und diese Substanzen, welche sich aus der Zelle aussondern, sind die, welche nachher verwendet werden, um das Stück des Nerven zu bilden, welches die neue, entferntere Zelle mit dem Plexus verbindet. Es wird also aus dem Leib der Epithelzelle bei ihrem Absterben das Material ausgesondert, welches die Continuität mit dem Nerven erhält und weiterhin selbst zum Nerven umgebildet, die Verbindung der neuen aus der alten hervorgegangenen Zelle mit dem Nervenplexus herstellt " (1).

UNNA (2), en critiquant le travail de FRENKEL, fait remarquer à juste titre, que la division des cellules basales de l'épithélium ne peut pas être considérée comme une mort partielle, „ ein partielles Absterben ", et que de plus, en admettant même que la cellule épithéliale basale meurt réellement au fur et à mesure qu'elle devient plus superficielle, on ne voit pas le motif, pour lequel cette cellule se mettrait en relation, d'une façon si compliquée, avec le système nerveux, alors surtout que cette union elle-même doit bientôt disparaitre, puisque les corps de EBERTH sont des éléments d'une existence temporaire.

(1) FRENKEL : Loc. cit., p. 428.

(2) UNNA : *Die Nerven der Haut*; Monatshefte für praktische Dermatologie.

En 1887, FRENKEL (1) publia un second article sur les nerfs de l'épiderme chez l'homme et cela à la suite de ses recherches avec le chlorure d'or et l'acide osmique. Les coupes traitées par le chlorure d'or montrent dans l'épiderme des filaments et des réseaux colorés en noir, dont une grande partie au moins doit être considérée comme production artificielle : des précipités d'or dans les espaces intercellulaires. L'acide osmique fait apparaître dans le corps cellulaire des filaments et des granulations ressemblant assez bien aux filaments décrits par UNNA. Mais nulle part on ne voit ces filaments intracellulaires se continuer avec des fibrilles intercellulaires. Loin de leur reconnaître une nature nerveuse, FRENKEL ne les considère que comme des filaments protoplasmatiques. Cependant FRENKEL accepte l'existence de fibres nerveuses dans l'épiderme, d'abord à cause de l'analogie avec l'épithélium antérieur de la cornée où le fait est indiscutable, et ensuite à cause des résultats obtenus par CANINI. En étudiant à nouveau les cellules épithéliales de la queue des têtards, FRENKEL trouve les corps de EBERTH aussi bien dans les cellules de la seconde rangée que dans celles de la première. Ces éléments de EBERTH, qu'il avait considérés dans son travail antérieur comme une production nucléaire, sont actuellement des parties du protoplasme cellulaire et secondairement du noyau, parties qui, par suite d'une transformation chimique, acquièrent quelque ressemblance avec les substances du nerf. C'est cette ressemblance qui fait apparaître les éléments de EBERTH comme la terminaison des nerfs. Toute cellule épithéliale est en rapport avec le nerf, mais quand la cellule est au repos, le nerf semble finir là où la cellule commence, parce que le protoplasme de celle-ci est différent. Au contraire, là où une cellule nouvelle se forme ou là où une cellule meurt, le nerf semble pénétrer dans la cellule, parce que le nerf et la cellule épithéliale ont alors un protoplasme chimiquement semblable.

Ces travaux de HENSEN, PFITZNER, UNNA, CANINI, GAULE et FRENKEL tendant à prouver l'existence de terminaisons nerveuses intracellulaires dans les cellules épidermiques ont été accueillis avec beaucoup de défiance. SCHWALBE (2) se montre peu enclin à admettre cette manière de voir et KÖLLIKER, dans la nouvelle édition de son *Handbuch der Gewebelehre*, ne signale que le travail de UNNA et passe les autres entièrement sous silence.

(1) FRENKEL : *Die Nerven im Epithel*; Archives de Virchow, Bd. 109, pp. 424-458

(2) SCHWALBE : *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorganen*; Bd. II, Abth. 3, Lief 1, pp 34 et 35, Erlangen, 1885.

Il convient toutefois d'ajouter que dans ses recherches sur les terminaisons nerveuses dans la carapace de *Testudo græca*, Haycraft (1) admet que les fibres pénètrent dans l'épiderme, comme chez les mammifères, et s'y terminent dans les noyaux des cellules épithéliales.

Pour présenter un aperçu historique quelque peu complet des différents modes de terminaisons nerveuses intra-épidermiques décrits par les auteurs, nous devons encore parler des cellules du tact ou *Tastzellen* de Merkel.

Merkel (2) admet que dans la peau des mammifères et des oiseaux il existe deux espèces de terminaisons nerveuses, auxquelles il attribue une fonction différente : des terminaisons nerveuses libres se faisant par un petit bouton entre les cellules épithéliales, et des terminaisons dans des cellules spéciales, identiques par leurs caractères morphologiques aux cellules ganglionnaires. Merkel considère ces cellules comme de véritables cellules nerveuses terminales. Il pense que seules elles servent à recueillir les impressions du tact et pour ce motif il les a désignées sous le nom de *Tastzellen*. Les terminaisons par bout libre ne servent, d'après lui, qu'à recueillir les impressions de température.

Ces cellules du tact ont été trouvées par Merkel tout d'abord dans le bec et la langue du canard et de l'oie. En étudiant la structure des corpuscules nerveux découverts par Grandry, Merkel signale différentes formes de corpuscules :

1° La plus simple est représentée par une cellule unique, vésiculeuse, pourvue d'un noyau clair. Une fibre nerveuse se perd dans le protoplasme de cette cellule. C'est là une cellule du tact, *Tastzelle*, qui représente une cellule ganglionnaire terminale.

2° Deux cellules du tact peuvent se mettre ensemble dans une enveloppe conjonctive commune. Elles ne reçoivent qu'une seule fibre nerveuse qui s'enfonce entre les deux cellules pour se perdre dans leur protoplasme. Un tel corpuscule forme des *Zwillingstastzellen* ou cellules du tact jumelles.

3° Quand plus de deux cellules sont réunies dans une enveloppe commune, elles forment un *corpuscule du tact simple*, *einfaches Tastkörperchen*. Ce corpuscule ne reçoit aussi qu'une seule fibre nerveuse, mais celle-ci,

---

(1) Haycraft : *Terminations of Nerves in the Nuclei of the Epithelial cells of Tortoise-Shell*; Quat. Journal, T. 31, pp. 563-568, 1890.

(2) Merkel : *Tastzellen und Tastkorperchen bei den Hausthieren und beim Menschen*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. XI, pp. 636-652, 1875. — *Die Tastzellen der Ente*; Ibid., Bd. 15, pp. 415-427, 1878. — *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven*. Rostock, 1880.

une fois qu'elle a traversé l'enveloppe conjonctive, envoie une branche nerveuse à chacune des cellules du corpuscule.

4° Plusieurs corpuscules du tact simples réunis forment un *corpuscule du tact composé* : *Zusammengesetztes Tastkörperchen*. Celui-ci reçoit autant de fibres nerveuses qu'il contient de corpuscules du tact simples.

Ces différentes formes de corpuscules du tact se trouvent dans le derme du canard et de l'oie. Nous n'en parlerions pas ici si le travail de Merkel sur les cellules du tact dans l'épiderme de l'homme et des animaux domestiques n'avait son point de départ dans ses recherches sur les corpuscules de Grandry du canard et de l'oie.

Merkel, en effet, a retrouvé ses cellules du tact chez le pigeon, où elles pénètrent quelquefois jusque dans l'épithélium, puis dans le groin du cochon, où elles se trouvent généralement dans l'épiderme. Il les signale ensuite dans le follicule des poils tactiles, où elles se trouvent en dedans de la membrane vitrée, formant autour du poil un cercle complet. Enfin il dit les avoir retrouvées non seulement chez le porc et la vache, mais encore aux endroits les plus sensibles chez le mouton, le chat, le chien, le lapin et chez tous les mammifères qu'il a pu étudier. Ces cellules du tact n'existent pas seulement dans la peau du museau, mais aussi dans celle des lèvres, des paupières, de la paume de la main, de la plante du pied, du pavillon de l'oreille, de la queue, etc.

Ces cellules du tact occupent toujours la couche la plus profonde de l'épiderme ; on les trouve cependant quelquefois dans le derme, quelquefois aussi à mi-chemin entre l'épiderme et le derme.

Chacune de ces cellules du tact est en rapport avec une fibre nerveuse; celle-ci se continue avec le protoplasme même de la cellule, tandis que la gaine de Schwann devient la membrane enveloppante.

Un grand nombre de travaux ont été publiés sur les cellules du tact de Merkel. Les uns nient l'existence de ces cellules dans l'épiderme des mammifères et même dans la langue et le bec du canard, tandis que les autres confirment leur existence sans pouvoir déterminer toutefois si oui ou non ces cellules ont la valeur que Merkel leur attribue, et si elles se continuent avec une fibre nerveuse.

Dans le bec et la langue du canard, Axel Key et Retzius (1),

(1) Axel Key et Retzius : *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes*; Stockholm, 1876

Ranvier (1), Hesse (2) et Izquierdo (3) n'ont pu retrouver les cellules du tact isolées décrites par Merkel. En ce qui concerne les corpuscules du tact, ils admettent, contrairement à la manière de voir de Merkel, que la fibre nerveuse se termine *entre* les cellules volumineuses du corpuscule par une partie élargie, à laquelle Ranvier a donné le nom de *disque tactile.* Les cellules volumineuses ne sont pas pour ces auteurs de nature nerveuse, elles ne doivent être considérées que comme des éléments secondaires et accessoires.

Bonnet (4) a confirmé le premier l'existence, dans l'épiderme du groin du cochon, des éléments découverts par Merkel et appelés par celui-ci *cellules du tact.* Il les a retrouvés aussi dans la gaîne épithéliale externe du follicule des poils tactiles chez les animaux domestiques. Au moyen de la coloration par le chlorure d'or, il a démontré la relation directe de ces éléments avec une fibre nerveuse, relation soupçonnée seulement par Merkel. Il ne reconnaît cependant pas à ces éléments la nature cellulaire et les désigne sous le nom de boutons terminaux (*Endknospen* ou *Terminalkörper*). Plus tard (5), il est revenu sur sa manière de voir émise en 1878. A la suite de ses recherches sur les terminaisons nerveuses, faites en appliquant la coloration à l'hématoxyline d'après le procédé de Weigert sur des matériaux fixés par l'acide chromique, il reconnait dans ses boutons terminaux de véritables cellules et admet que les fibres nerveuses se terminent par un ménisque tactile à l'intérieur de ces cellules entre la membrane et le noyau. Il trouve aussi que ces ménisques tactiles sont indépendants les uns des autres (contre Ranvier), de même que les cellules tactiles sont sans relation aucune avec les fibres nerveuses intra-épidermiques (contre Hoggan). D'après ce savant, chaque fibre nerveuse se termine dans une cellule spéciale, cellule qu'il considère comme véritable élément du tact (contre Hoggan).

Contrairement à la manière de voir de Merkel, les cellules du tact de l'épiderme des mammifères ne sont pas, pour Bonnet, les équivalentes des terminaisons nerveuses dans le bec et la langue des palmipèdes.

---

(1) Ranvier : *De la terminaison des nerfs dans les corpuscules du tact*; Comptes rendus, t. 85, p. 1020, 1877.

(2) Hesse : *Ueber die Tastkugeln des Entenschnabels;* Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abth., pp. 288-318, 1878.

(3) Izquierdo : *Beitrage zur Kenntniss der sensiblen Nerven*; Diss.-Inaug., Strassburg, 1879.

(4) Bonnet : *Studien über die Innervation der Haarbalge der Hausthiere*; Morpholog. Jahrb., Bd. 4, pp. 379-382, 1878.

(5) Bonnet : *Ueber die Merkel'schen Tastzellen in der Haut*; Mittheil. der Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. zu München, 11. Nov., 1884.

Kultschizky (1) a vu les *Tastzellen* isolées de Merkel, non seulement dans le derme de la langue du canard, mais aussi au milieu des cellules de la couche profonde de l'épithélium, notamment dans l'intervalle qui sépare deux papilles. Il n'a pu établir la façon dont la fibre nerveuse se comporte vis-à-vis de ces cellules isolées.

Séverin (2) signale aussi les cellules du tact de Merkel dans la langue du porc. Dostoiewsky (3) les a retrouvées dans la langue et le bec du canard. Pour ce dernier auteur, la fibre nerveuse ne se termine pas dans la cellule, mais présente une plaque terminale immédiatement en dessous de la cellule.

Ranvier (4) a étudié les cellules de Merkel dans le groin du cochon, où on peut les mettre en évidence avec la plus grande facilité. Il admet que les fibres nerveuses ne se terminent pas dans les cellules, mais en dessous de ces dernières par un ménisque tactile. D'où il résulterait, dit-il, « que les cellules tactiles du groin du cochon bien loin d'être des cellules ganglionnaires terminales sont simplement des éléments cellulaires annexés aux ménisques terminaux vis-à-vis desquels ils semblent jouer le même rôle que les cellules tactiles du bec des palmipèdes vis-à-vis des disques qui leur sont interposés ».

Ranvier a étudié également ces cellules dans les différentes régions de la peau de l'homme, et là aussi il admet que la terminaison nerveuse se fait par des ménisques, dont le nombre est de loin supérieur à celui des cellules tactiles.

D'après les recherches des époux Hoggan (5), les cellules tactiles de Merkel, les boutons terminaux de Bonnet et les disques et ménisques tactiles de Ranvier ne sont ni des éléments terminaux, ni des éléments tactiles. Ce sont, pour eux, de véritables cellules nerveuses ganglionnaires formant des ganglions sous-épidermiques. Ces cellules nerveuses sont reliées

(1) Kultschizky : *Ueber den Bau der Grandry'schen Korperchen*; Archiv für mikrosk. Anat., Bd. 23, pp. 358-380, 1884.

(2) Severin : *Untersuchungen über das Mundepithel bei Saugethieren mit Bezug auf Verhornung, Regeneration und Art der Nervenendigung*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 26, pp. 81-87, 1886.

(3) Dostoiewsky : *Ueber den Bau der Grandry'schen Korperchen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, pp. 581-592, 1886.

(4) Ranvier : *Nouvelles recherches sur les organes du tact*; Comptes rendus, 1880, pp. 1087-1089.

(5) G. Hoggan et F. E. Hoggan : *On some Cutaneous Nerve-Terminations in Mammals*; Linnean Society's Journal, vol. XVI, pp. 546-593, 1883. — *Études sur les terminaisons nerveuses de la peau*; Journ. de l'Anat. et de la Physiologie, pp. 377-398, 1883. — *Neue Formen von Endigungen in der Haut von Saugethieren*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 23, pp. 508-526, 1884.

au système nerveux central par des fibres à myéline; de plus, elles sont unies aux différentes cellules d'un même ganglion et aux cellules des ganglions voisins par des fibres sans myéline. Si nous avons bien compris la manière de voir des Hoggan, le plexus nerveux sous-épidermique constitue, pour eux, la véritable terminaison des nerfs de la peau. Ce plexus serait formé de fibres nerveuses et de cellules nerveuses. Ces auteurs acceptent cette manière de voir erronée, que les jeunes cellules épithéliales sont formées par les cellules migratrices. Celles-ci, en passant du derme dans l'épiderme, entraînent avec elles une ou plusieurs fibres nerveuses du plexus sous-épidermique. Ces fibres nerveuses entraînées mécaniquement dans l'épiderme restent reliées cependant au plexus dont elles proviennent. Par la progression ultérieure des cellules épithéliales profondes, ces fibres tendues en arcade se rompent et les deux bouts se présentent comme fibres nerveuses libres intra-épidermiques. Ce sont là les fibres décrites par les auteurs et auxquelles Merkel reconnaît comme fonction la perception de la température. D'après les Hoggan, ces fibres ne sont qu'*accidentellement* intra-épidermiques; « elles ont une origine mécanique, elles sont dues à des causes que l'on pourrait appeler anatomiques et accidentelles » (p. 381). Ces fibres restent reliées au plexus sous-épidermique et aux cellules nerveuses de ce plexus, qui représentent les cellules tactiles de Merkel. On ne peut donc attribuer une fonction différente aux fibres intra-épidermiques et aux cellules appelées tactiles, comme le fait Merkel, puisque « ces cellules et ces fibres nerveuses sans myéline se continuent les unes avec les autres, qu'elles appartiennent toutes au même système nerveux et qu'elles doivent par conséquent servir aux mêmes fonctions, quelles qu'elles puissent être » (p. 378).

Les groupes de cellules nerveuses étoilées qui forment la partie essentielle du plexus sous-épidermique, et dont les fibres intra-épithéliales libres ne sont que des dépendances, servent probablement d'origine aux sensations thermiques. Elles peuvent être entraînées avec les cellules migratrices jusque dans l'épiderme, où elles forment alors les cellules étoilées de Langerhans, cellules qui, d'après les Hoggan, contrairement à l'opinion de tous les auteurs, seraient de nature nerveuse. Les impressions du tact sont recueillies, suivant ces auteurs, par des fibres nerveuses spéciales, qui, dans le follicule pileux et dans les couches superficielles du derme présentent une terminaison nerveuse en fourchette.

Kölliker dans son *Handbuch der Gewebelehre* se rallie à la manière de voir de Ranvier. Pour lui, il est hors de doute que les cellules tactiles de Merkel sont en relation avec des terminaisons nerveuses, cependant il ne les considère pas comme étant de nature nerveuse, et est tenté plutôt d'y voir des cellules modifiées en vue d'une fonction mécanique quelconque. « Nach meinen Erfahrungen, » dit-il, « die mit denen von Ranvier stimmen, halte ich es für unzweifelhaft, dass die Tastzellen zu Nervenenden in Beziehung stehen, doch möchte ich dieselben nicht als nervös auffassen, vielmehr bin ich der Ansicht, dass dieselben zum Zwecke einer mechanischen Leistung umgewandelte Zellen sind » (p. 176).

En résumé, il existerait dans les couches profondes de l'épiderme des cellules, pourvues de caractères morphologiques particuliers, qui seraient en relation spéciale avec certaines fibres nerveuses. Pour Merkel et Bonnet, ces cellules sont de nature nerveuse et forment l'élément terminal de la fibre nerveuse. Pour Ranvier, Kölliker et beaucoup d'autres, ces cellules ne sont pas de nature nerveuse, mais certaines fibres nerveuses se terminent au voisinage de ces cellules par une plaque terminale. Pour tous, il existe encore dans l'épiderme des fibres nerveuses à terminaison libre intercellulaire. Les Hoggan seuls considèrent ces deux espèces de terminaisons nerveuses comme dépendant des mêmes éléments, puisque, pour eux, les fibres nerveuses intra-épithéliales ne sont que des parties détachées du plexus nerveux et des cellules nerveuses sous-cutanées.

Rosenberg, dans ses recherches sur les terminaisons nerveuses de la muqueuse et de l'épithélium de la langue des mammifères, décrit dans l'épithélium qui surmonte les papilles filiformes de la langue du cheval des cellules spéciales, de forme variable et d'un aspect vésiculeux caractéristique, se colorant intensément par le chlorure d'or. Il n'a pu constater avec certitude leur connexion avec des fibres nerveuses, mais il déclare que ces cellules sont identiques à celles décrites par Cybulsky dans le museau du bœuf, et pour lesquelles Cybulsky prétend avoir constaté la continuité avec des fibres nerveuses. « Ich kann mich somit über den Charakter dieser Zellen nicht mit Bestimmtheit äussern, » dit-il, « sollte sich aber die präcisen Angaben Cybulsky's bewahrheiten, so müsste man dieselben für Nervenendapparate erklären. » Ces cellules ressemblent aux cellules tactiles de Merkel, mais ne peuvent leur être identifiées, comme le fait remarquer Rosenberg. Car les cellules de Merkel ne se trouvent que dans la couche profonde de l'épiderme, entre les papilles ou sur la face latérale de celles-ci, tandis que les cellules de Rosenberg occupent la pointe des papilles.

Enfin un troisième groupe d'auteurs rejettent en bloc toute terminaison nerveuse intra-épidermique. En dehors de l'épithélium antérieur de la cornée, où le fait est indiscutable, ils nient d'une façon absolue la pénétration des fibres nerveuses entre les cellules épithéliales.

KRAUSE a défendu énergiquement cette manière de voir. Pour lui, les fibres nerveuses sensitives se terminent toutes en dessous de l'épiderme par un corpuscule terminal. Les fibres pâles intra-épidermiques colorées en violet par EBERTH, RANVIER, STÖHR, KÖLLIKER et bien d'autres au moyen du chlorure d'or, ne sont que des voies lymphatiques : « die blassen Nervenfasern z. B. von RANVIER in Rete mucosum der Epidermis sind Lymphbahnen (1). »

Nous verrons plus loin que ces fibres nerveuses intra-épidermiques se colorent nettement par le chromate d'argent et se montrent avec la plus parfaite évidence en continuité directe avec les fibres nerveuses du plexus sous-cutané. Pour le moment, il nous suffit de répéter ici les paroles de FLEMMING auxquelles nous souscrivons complétement : « Ich verstehe nicht wie man sich gegen diese Nerven noch zweifelnd verhalten mag, wenn man einmal die ganz ähnlichen, nur viel reichlicheren im Epithel des Schweinsrüssels und der Cornea zugiebt und zugeben muss. Wenn die Darstellung dieser Endfasern im Epithel der menschlichen Fingerhaut auch schwieriger ist als anderswo, so spricht doch für ihr Vorhandensein auch dort wo die Vergoldung im Bindegewebe aber nicht im Epithel gelungen ist schon die grosse Menge der feinen marklosen Fasern die man in der Cutis und den Papillen vieler Orten die Grenze von Bindegewebe und Epithel erreichen sieht (2). »

WOLFF (3) va encore plus loin que KRAUSE ; non seulement il nie l'existence de fibres nerveuses intra-épidermiques, mais il met même en doute les terminaisons nerveuses dans l'épithélium cornéen. WOLFF se montre d'ailleurs d'un scepticisme exagéré pour une foule de questions aujourd'hui tranchées d'une façon définitive. Il ne nie pas seulement l'existence des fibres nerveuses intra-épithéliales, mais, ainsi que le fait remarquer ROSENBERG, il rejette la structure cellulaire des corpuscules du tact, l'existence de fibres

(1) KRAUSE : *Die Nervendigung innerhalb der terminalen Korperchen*; Archiv für mikros. Anat., Bd. 19, note, p. 127, 1881.

(2) FLEMMING : *Zur Kenntniss der sensiblen Nervenendigung*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 19, p. 521, 1881.

(3) WOLFF : *Ueber Tastkörper und einige andere Nervenendigungen*; Verhand. der Berliner phys. Gesellschaft, Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., pp. 128-130. 1883.

nerveuses amyéliniques dans le système nerveux cérébro-spinal central et périphérique, les cônes de DOYER dans les muscles des insectes et une foule d'autres choses encore.

GOLDSCHEIDER (1) combat aussi les terminaisons nerveuses intra-épithéliales, et cela en se basant sur des considérations physiologiques. Les différents modes de sensibilité, sensations du froid, du chaud, de la pression, de la douleur, sont, pour lui, liés à des points spécifiques de la peau. Il rechercha ces points sur la peau de son avant bras, les extirpa et pratiqua des coupes dans ces lambeaux traités par le chlorure d'or. Pour chaque point spécifique, il trouva une forme spéciale de terminaison nerveuse. Cette terminaison se tfaisait toujours dans le derme soit par une pointe, soit par un petit bouton erminal. D'après ses recherches, les nerfs s'étendent jusque contre l'épithélium, mais sans y pénétrer. Tout ce que les auteurs ont décrit comme nerfs intra-épidermiques ne sont, à ses yeux, que des productions artificielles.

KARG a étudié le mode d'apparition du pigment dans des morceaux de peau transplantés. Il n'a jamais trouvé de fibres nerveuses intra-épidermiques en relation directe avec une fibre nerveuse sous-cutanée. Ce que les auteurs ont décrit comme telles ne sont, à ses yeux, que des prolongements de cellules pigmentaires. « Die Aehnlichkeit dieser Epidermisnerven, » dit-il en parlant des fibrilles nerveuses intra-épidermiques, « in allen Einzelheiten mit den Ausläufern unserer Pigmentzellen ist ganz unverkennbar (2). »

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

« La méthode de l'or est la seule qui permette de voir les fibres nerveuses intra-épidermiques », dit RANVIER dans son *Traité technique d'histologie*, Paris, 1891, p. 691. Afin de contrôler les résultats fournis par le chlorure d'or, nous avons essayé l'application de la méthode rapide de GOLGI à l'étude des terminaisons nerveuses intra-épidermiques. L'expérience nous apprit bientôt que la méthode au chromate d'argent donne des résultats de loin supérieurs à ceux obtenus par le chlorure d'or.

Nous avons appliqué cette méthode à l'étude des terminaisons nerveuses dans la peau du museau, des lèvres, du pavillon de l'oreille, des pattes

(1) GOLDSCHEIDER : *Ueber die Endigungsweise der Hautsinnesnerven* ; Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., Supplembd., pp. 191-231, 1886.

(2) KARG : *Studien über die transplantirte Haut* ; Archiv für Anat. und Phys., Phys. Abtheil., p. 401, 1888.

et de la queue de souris blanches et de rats blancs nouveau-nés ou âgés de quelques jours, ainsi que dans la peau du pavillon de l'oreille chez des cobayes presque à terme. Partout nous avons trouvé l'existence de fibres nerveuses intra-épidermiques se ramifiant et se terminant librement entre les cellules épithéliales.

Pendant le cours de ces recherches, nous avons reçu de la part de notre collègue F. E. SCHULZE (1), une note signalant l'existence de terminaisons nerveuses libres dans l'épithélium cutané des lèvres du *Cobitis fossilis*. Ces fibres nervevses avaient été mises en évidence par la méthode de GOLGI. Cette observation de F. E. SCHULZE avait son importance, car ainsi qu'il résulte de l'aperçu historique que nous avons donné plus haut, les poissons étaient les seuls vertébrés, chez qui les terminaisons nerveuses libres intra-épidermiques n'avaient pas encore été signalées. Dans son grand ouvrage sur les nerfs sensibles de la peau, MERKEL s'exprime même de la façon suivante : « Bei Fischen scheint selbst die Cornea dieser Fasern (einfach sensible Nervenfasern) zu entbehren und da die vorstehenden Capitel lehrten, dass bei der einen grossen Gruppe dieser Wirbelthierklasse, den Teleostiern, alle sensiblen Nervenfasern des übrigen Körpers in Knospen und Hügeln enden, so kann ihnen mit hoher Wahrscheinlichkeit der Besitz von einfach in der Epidermis endenden Nervenfasern überhaupt abgesprochen werden (2). »

Dans une communication préliminaire envoyée à la direction de l'*Anatomischer Anzeiger*, le 24 mars 1892, et publiée dans le numéro du 21 mai de la même année, nous avons consigné en quelques mots nos résultats sur les nerfs de l'épiderme. « Puisque les résultats fournis par la coloration au chlorure d'or se trouvent ainsi contestés, y disons-nous en parlant des nerfs de la peau, nous avons abandonné cette méthode, et nous avons eu recours à la coloration des éléments nerveux par le chromate d'argent d'après la méthode rapide de GOLGI, en suivant le procédé de la double et de la triple imprégnation recommandée par RAMON Y CAJAL. Nous avons obtenu des résultats vraiment remarquables qui ne laissent plus subsister le moindre doute sur la véritable nature nerveuse des filaments intra-épidermiques. Nos préparations présentent un grand avantage sur celles au chlorure d'or.

(1) F. E. SCHULZE : *Freie Nervenenden in der Epidermis der Knochenfische*; Sitzung. der phys.-mathem. Cl., vom 11 Februar, 1892.

(2) MERKEL : *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere*; pp. 161 et 162, Rostock, 1880.

On peut y voir les cylindre-axes des fibres nerveuses colorés en noir sortir du gros nerf situé profondément entre les masses musculaires et les poursuivre à travers toute l'épaisseur de la coupe. Ils se divisent et se subdivisent; leurs branches s'étalent en dessous des cellules profondes de l'épiderme et donnent naissance à un nombre incalculable de fibrilles nerveuses; celles-ci pénètrent dans l'épiderme pour s'y terminer dans les parties superficielles de la couche muqueuse de MALPIGHI » (1).

Vers la fin du mois de Mai 1892, nous avons reçu de notre savant collègue de Stockholm, G. RETZIUS (2), le 3e volume de ses *Biologische Untersuchungen*, *Neue Folge*, dans lequel il consacre un chapitre à l'étude des nerfs de la peau et des nerfs de la muqueuse buccale chez le *Petromyzon fluviatilis*. Il y décrit et y figure un grand nombre de préparations colorées au chromate d'argent et montrant que, dans la peau du *Petromyzon*, les nerfs se comportent absolument comme nous l'avons décrit pour l'épiderme de quelques mammifères.

Au congrès des anatomistes, tenu à Vienne du 6 au 9 Juin 1892, nous avons fait une communication sur les terminaisons nerveuses libres intra-épidermiques chez la souris blanche et le rat blanc, et nous y avons démontré à l'aide de nos préparations l'existence des terminaisons nerveuses libres dans la peau de la lèvre, du museau, des pattes, de la queue et du pavillon de l'oreille. Voici comment nous nous sommes exprimé. « Les fibres nerveuses colorées en noir viennent de la profondeur des tissus, traversent les masses musculaires et arrivent dans le tissu conjonctif sous-cutané. Là, elles se divisent, les deux branches s'écartent l'une de l'autre, se mêlent et s'enchevêtrent avec les branches des fibres voisines, se divisent et se subdivisent encore et forment ainsi, dans le tissu conjonctif sous-cutané, un plexus inextricable. De ce plexus partent alors un nombre incalculable de fines fibrilles nerveuses qui pénètrent verticalement dans l'épiderme, s'y divisent et s'y subdivisent, deviennent quelque peu moniliformes et finissent dans la couche muqueuse de MALPIGHI par un petit bouton terminal. Quelques-unes avant de se terminer présentent un petit trajet horizontal, d'autres se recourbent sur elles-mêmes et redescendent quelque peu vers les couches profondes avant de présenter leur bout final.

(1) VAN GEHUCHTEN : *Contributions à l'étude de l'innervation des poils*; Anat. Anz., Jahrg. VII, pp 343 et 344, 1892.

(2) RETZIUS : *Biologische Untersuchungen*; Neue Folge, III Stockholm, 1892.

L'épaississement terminal s'observe le plus facilement dans les épithéliums très minces, notamment dans l'épithélium de la partie respiratoire des fosses nasales.

De cette courte description je voudrais surtout faire ressortir deux points dont vous pourriez vous convaincre avec la plus grande facilité en examinant les préparations que j'ai exposées :

1° Le plexus sous-cutané est un véritable plexus, et pas un réseau ; les fibres nerveuses qui le constituent ne s'anastomosent jamais les unes avec les autres, mais elles passent les unes au-dessus des autres, s'enchevêtrant et s'entrelaçant d'une façon très compliquée.

2° Le nombre des fines fibrilles nerveuses, qui pénètrent verticalement et en touffes serrées dans l'épiderme, est vraiment incalculable; dans les bonnes préparations on voit comme une véritable forêt de fines ramilles qui pénètrent dans l'épiderme et portent la sensibilité à tous les points de la peau.

L'on peut se demander où se terminent ces fibres nerveuses; entre les cellules ou dans les cellules? C'est là une question à laquelle on ne saurait pas répondre en se basant exclusivement sur les résultats fournis par le chromate d'argent. Les coupes sont très épaisses, elles ont de 80 μ à 100 μ d'épaisseur; de plus, les limites cellulaires ne sont nullement indiquées. Mais si l'on compare aux préparations obtenues par la méthode de Golgi, les figures représentant les fibres nerveuses de l'épiderme colorées par le chlorure d'or, on peut en conclure que les éléments colorés par l'or sont identiques aux fibrilles réduites par le chromate d'argent. Et comme, dans les préparations au chlorure d'or les fibres colorées se terminent *entre* les cellules, on peut admettre la même conclusion pour les fibres mises en évidence par la méthode de Golgi » (1).

Nous croyons superflu de reprendre encore une fois la description détaillée des nerfs sensibles de la peau, nous ne pourrions que répéter ce que nous avons dit dans nos deux communications précitées. Nous nous contenterons simplement de donner une courte description des figures qui accompagnent ce mémoire, et qui sont la reproduction fidèle des préparations que nous avons exposées au dernier congrès de Vienne.

La fig. 1 représente une coupe transversale de la peau du pavillon de l'oreille d'une souris blanche âgée de trois jours. Les fibres nerveuses, *fn*,

(1) Van Gehuchten : *Les terminaisons nerveuses libres intra-épidermiques*; Verhandl. der Anat. Gesellsch., Wien, 1892, pp. 67 et 68.

viennent du voisinage immédiat de la lame de fibro-cartilage qui occupe la partie centrale du pavillon. Elles se dirigent vers les couches superficielles. Environ à mi-chemin entre la lame cartilagineuse et l'épiderme, chacune de ces fibres se bifurque en deux branches horizontales, parallèles à la surface de la peau. Cette bifurcation se fait sous un angle variable : tantôt l'angle est très aigu et les branches horizontales se recourbent du même côté, *a*; le plus souvent, l'angle de bifurcation est très ouvert, c'est une bifurcation en Y; les deux branches qui en proviennent s'écartent l'une de l'autre en devenant insensiblement horizontales. De toutes ces fibres horizontales partent de nouvelles branches verticales qui se dirigent vers l'épiderme, en se comportant de deux façons différentes. Les unes gagnent directement la face profonde de l'épiderme, les autres émettent sur leur trajet des branches horizontales qui courent parallèlement aux fibres profondes De ces branches horizontales partent aussi des branches verticales, que l'on peut poursuivre également jusqu'en dessous de la première rangée de cellules épidermiques.

Arrivées en dessous de l'épiderme, quelques-unes des fibrilles nerveuses se divisent encore en branches horizontales, d'où partent alors des ramilles terminales. Cependant le plus grand nombre de ces fibres nerveuses se résolvent directement en branches terminales qui pénètrent entre les cellules épithéliales. Elles sont fines, grêles, moniliformes, présentent un trajet sinueux, et s'étendent jusque dans le voisinage des cellules superficielles. Les unes se terminent par un petit bouton en direction rectiligne, les autres deviennent quelque peu horizontales, d'autres se bifurquent encore dans l'épaisseur de l'épiderme, quelques-unes se recourbent même dans les couches superficielles pour se terminer dans une zone plus profonde. Il n'est pas rare de voir de ces fibrilles exclusivement réduites dans leur bout terminal à une juxtaposition de petites granulations sphériques.

Dans l'épaisseur même de l'épiderme, toutes ces fibrilles nerveuses sont des ramilles terminales qui finissent librement entre les cellules épithéliales, sans jamais présenter de trace d'anastomoses. Arnstein, qui a étudié les nerfs du pavillon de l'oreille de la souris blanche au moyen de la coloration par le chlorure d'or, signale l'existence d'un réseau nerveux intra-épithélial. Dans la couche de Malpighi, dit-il, on voit « dunkel gefärbte Fäden zwischen « den Epithelzellen, diese Fäden anastomosiren unter einander und bilden « ein intraepitheliales Netz. » Les terminaisons libres ne sont dues, d'après ce savant, qu'à des réductions incomplètes. Nous avons obtenu avec la méthode

de Golgi des réductions tellement complètes qu'il nous eût été impossible de reproduire par le dessin le nombre incalculable de fibrilles intra-épithéliales, tant dans la peau du pavillon de l'oreille que dans celle des lèvres, du museau, de la queue et des pattes; nulle part nous n'avons trouvé des anastomoses intra-épidermiques. Nous sommes convaincu que ces anastomoses n'existent pas et que toutes les fibrilles, indépendantes les unes des autres, se terminent librement dans les couches superficielles de l'épiderme.

Outre ce réseau intra-épithélial, Arnstein décrit encore dans la peau du pavillon de l'oreille trois autres réseaux nerveux situés dans les couches profondes :

1° Un plexus fondamental formé par les premières branches de bifurcation des fibres profondes.

2° Un plexus situé plus haut formé par des faisceaux nerveux venus du plexus profond. Il est constitué de mailles arrondies et donne origine aux fibres des poils, du derme et de l'épiderme. Ces deux plexus sont formés par l'entrelacement des faisceaux nerveux et par des anastomoses entre leurs fibres constitutives.

3° Un plexus sous-épithélial formé par les anastomoses de fines fibrilles nerveuses dépourvues du myéline.

Ces trois réseaux de Arnstein correspondent aux trois endroits de la fig. 1, où nous avons signalé l'existence de fibres horizontales. En pratiquant, dans la peau du pavillon de l'oreille, des coupes parallèles à la surface de l'épiderme, on voit qu'en réalité il existe à ces trois niveaux un entrelacement de fibres nerveuses. Les fibres horizontales les plus profondes produisent un plexus à mailles très larges. Nous avons représenté, dans la fig. 14, une partie de ce plexus fondamental du pavillon de l'oreille d'un embryon de cobaye presque à terme. Aux nœuds de ce plexus, les fibres se bifurquent, les branches qui en proviennent s'écartent les unes des autres et se mêlent aux branches des fibres voisines, mais nulle part nous n'avons vu de véritables anastomoses.

Les deux autres plexus signalés par Arnstein sont plus difficiles à séparer nettement l'un de l'autre. Il nous a toujours semblé qu'il n'existait là qu'un seul plexus très étendu, occupant presque toute l'épaisseur du derme. Ses mailles sont très serrées, mais, contrairement à l'assertion de Arnstein, nous n'y avons trouvé aucune anastomose. Aux nœuds du plexus, on ne trouve que des fibres qui se bifurquent ou qui s'entrecroisent.

La FIG. 2 reproduit une partie d'une coupe transversale de la lèvre inférieure d'une souris blanche âgée de quatre jours. A la face supérieure de cette lèvre, l'épiderme est excessivement épais (partie gauche de la figure), tandis que du côté de la face cutanée, l'épiderme est réduit à quelques rangées de cellules épithéliales (partie droite de la figure). En dessous de l'épiderme, on trouve de grosses fibres horizontales qui proviennent de la bifurcation des fibres profondes. De ces fibres horizontales partent de fines branches verticales qui pénètrent dans l'épiderme et s'étendent plus ou moins loin dans la couche muqueuse, pour se terminer librement entre les cellules épithéliales. Ces fibrilles sont variqueuses, moniliformes et souvent réduites à une rangée de granulations. Elles naissent isolément des branches sous-épidermiques, comme dans les FIG. 2 et 3, ou bien par touffes serrées, comme dans les FIG. 4 et 5. Elles se terminent généralement dans la couche muqueuse de MALPIGHI. Quelquefois cependant elles s'étendent jusque dans la couche granuleuse, FIG. 3.

Dans l'épiderme de la peau, les fibrilles nerveuses intra-épidermiques se comportent d'une façon identique : elles naissent isolément des branches horizontales sous-épidermiques, FIG. 2, partie droite, et FIG. 7, ou bien une fibre un peu grosse, arrivée à la base de l'épiderme, se résout brusquement en une touffe de branches terminales grêles et moniliformes, FIG. 6.

Les fibres horizontales sous-épidermiques forment un véritable plexus avec les fibres voisines, comme le montre la FIG. 17, qui représente ce plexus dans la patte d'une souris blanche âgée de trois jours. Ce plexus sous-épidermique occupe, en dessous de l'épithélium cutané des lèvres, une assez grande étendue. Il est formé de fibres volumineuses dans sa partie profonde, de fibres plus grêles sous l'épiderme, mais la division en plexus fondamental et en plexus sous-épidermique n'est ici nullement apparente ; on ne peut parler en réalité que d'un seul plexus sous-cutanée.

Les fibrilles nerveuses intra-épithéliales sont indépendantes les unes des autres, comme dans la peau du pavillon de l'oreille, et le plexus fondamental sous-épidermique résulte de la bifurcation répétée des fibres nerveuses et de leur entrelacement, sans qu'il y ait jamais trace d'anastomoses.

La même disposition se retrouve encore dans l'épiderme de la queue, FIG. 8, et dans celui de la peau des pattes, FIG. 9.

Dans l'épiderme des lèvres de la souris blanche et du rat blanc, on trouve quelquefois une disposition assez curieuse. Une fibre nerveuse grêle provenant d'une fibre du plexus sous-épidermique traverse en ligne droite

la première rangée de cellules épithéliales, et pénètre plus profondément, en devenant tortueuse et en s'épaississant soit insensiblement, soit brusquement, pour finir bientôt par un renflement terminal plus ou moins volumineux. Nous avons reproduit dans les FIG. 11 et 14 quelques-unes de ces fibres, prises sur des coupes différentes. ROSENBERG, dans ses recherches sur les terminaisons nerveuses dans l'épithélium de la langue des mammifères, a observé une disposition semblable : il a vu des fibres grêles à leur entrée dans l'épithélium devenir six à dix fois plus épaisses à leur bout terminal.

Les fibrilles nerveuses intra-épithéliales finissent d'ordinaire par un petit épaississement. Ce bouton terminal est surtout nettement accentué dans les épithéliums très minces, formés d'une ou deux rangées de cellules seulement : tel l'épithélium de la muqueuse respiratoire de la souris blanche. Des branches horizontales appartenant au plexus sous-épithélial partent de fines fibrilles qui pénètrent verticalement entre les cellules épithéliales, pour finir par un renflement sphérique soit directement, soit après un petit trajet horizontal, FIG. 10.

Quand on examine cet épithélium de la muqueuse respiratoire par sa face inférieure, dans des endroits où la réduction n'a pas été complète, il arrive souvent qu'on ne rencontre qu'une seule fibre nerveuse colorée en noir par le chromate d'argent. Le peu d'épaisseur de l'épithélium permet d'embrasser d'un seul coup la fibre avec toutes ses branches terminales. On constate alors que l'arborisation périphérique des fibres nerveuses sensitives ressemble entièrement à une arborisation terminale d'une fibre motrice, ou à une arborisations terminale dans la substance grise centrale de n'importe quelle fibre nerveuse ou de n'importe quelle collatérale, FIG. 15.

Mais toutes les fibres terminales qui proviennent du plexus sous-épidermique ne se terminent pas dans la profondeur de l'épiderme, quelques-unes restent dans le derme lui-même, se ramifient et se terminent à l'intérieur des papilles dermiques, comme nous l'avons représenté dans les FIG. 12 et 16. Nous pensons que ces fibres sont destinées à innerver les parois des vaisseaux.

CONCLUSIONS.

1° Nous avons vu, dans la partie historique de ce travail, qu'en se basant sur les résultats fournis par la méthode au chlorure d'or, un grand nombre d'auteurs admettent l'existence dans l'épithélium cutané de cellules

nerveuses terminales. D'autres encore, tels que Prus (1) et Rosenberg, ont signalé dans ces dernières années la présence de cellules nerveuses dans le tissu conjonctif sous-cutané et le tissu conjonctif sous-muqueux.

Dans les nombreuses préparations traitées par la méthode de Golgi et dans lesquelles la réduction par le chromate d'argent avait mis en évidence un nombre incalculable de fibrilles, nous n'avons jamais rencontré de cellules nerveuses réduites, ni dans la profondeur de l'épiderme, ni dans le tissu conjonctif sous-cutané. Nous croyons pouvoir en conclure que ces cellules nerveuses n'existent pas chez la souris blanche et le rat blanc. Le chlorure d'or a donc dû colorer autre chose que des éléments nerveux.

2° Quelques auteurs admettent l'existence dans la profondeur de l'épiderme d'un réseau nerveux terminal. Les résultats obtenus par la méthode de Golgi prouvent que ce réseau n'existe pas. Toutes les fibrilles intra-épithéliales restent indépendantes les unes des autres et se terminent librement sans présenter des anastomoses avec les fibrilles voisines.

3° Le plexus nerveux sous-cutané est un véritable plexus, et non un réseau. Les fibres qui le constituent se divisent fréquemment, s'entrecroisent les unes avec les autres, mais ne s'anastomosent jamais.

4° Les résultats que nous avons obtenus par la méthode de Golgi ne nous permettent pas d'établir, avec toute la netteté désirable, si les fibrilles nerveuses se terminent *entre* les cellules épithéliales ou *dans* les cellules épithéliales. Mais les fibrilles réduites par le chromate d'argent sont identiques aux fibrilles colorées par le chlorure d'or. Or, celles-ci se terminent manifestement *entre* les cellules épithéliales. Nous croyons qu'il en est de même pour les fibrilles colorées par la méthode de Golgi.

5° L'existence de la terminaison nerveuse libre intra-épithéliale est admise par la plupart des histologistes. Nos recherches n'ont fait que confirmer ce point important de l'histologie nerveuse. Mais nos figures ont sur celles de nos devanciers l'immense avantage de mettre en lumière l'abondance extraordinaire des éléments nerveux dans les épithéliums périphériques, les réductions obtenues par le chromate d'argent étant de loin beaucoup plus complètes que les colorations par le chlorure d'or.

(1) Prus : *Ueber Ganglienzellen in der Cutis*; Aerztliche Revue, n° 20, Krakau, 1885, cité d'après le Jahresbericht de Schwalbe, p. 402. 1886

APPENDICE.

Les observations consignées dans ce travail sont rédigées depuis longtemps; la confection des dessins qui l'accompagnent a été faite en même temps. La publication des résultats de ces recherches, annoncée dans notre communication préliminaire du 23 mars dernier, a été retardée par suite de nos recherches bibliographiques. Pendant que nous nous livrions à ce travail assez long, dans le but de présenter un aperçu assez complet de l'état actuel de nos connaissances sur les nerfs de l'épiderme, nous avons reçu dans le courant du mois de décembre, par une bienveillante attention des auteurs, un travail de EBERTH et BUNGE sur les terminaisons des nerfs dans la peau de la grenouille (1), ainsi que le dernier volume des recherches biologiques de G. RETZIUS (2), volume dans lequel il consacre un chapitre spécial à l'étude des terminaisons nerveuses sensibles dans la peau des vertébrés.

EBERTH et BUNGE admettent l'existence de deux espèces de terminaisons nerveuses dans la peau de la grenouille : des fibrilles libres et des cellules terminales.

Les fibrilles nerveuses qui se terminent librement dans l'épiderme sont peu nombreuses. Du plexus, situé dans les couches superficielles du derme, partent soit des fibrilles isolées, soit des faisceaux de deux ou trois fibrilles. Celles-ci se ramifient peu, montent verticalement et se terminent par un petit bouton vers le milieu ou le tiers supérieur de l'épiderme.

Les cellules terminales sont beaucoup plus nombreuses. Elles siègent dans les couches profondes de l'épiderme et les couches voisines du derme. Fusiformes ou étoilées, ces cellules sont pourvues de prolongements protoplasmatiques et de prolongements nerveux.

Les prolongements protoplasmatiques s'enfoncent dans les parties superficielles de l'épiderme et présentent un caractère particulier. Un grand nombre d'entre eux ne possèdent pas de ramifications collatérales,

(1) EBERTH et BUNGE : *Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches*; Sonder-Abdr. aus den « Anatomischen Heften. » I. Abth., Heft. V, pp. 175-202, 1892.

(2) RETZIUS : *Biologische Untersuchungen*; Neue Folge, IV, pp 37-44. 1892.

mais s'étendent en droite ligne de la cellule d'origine jusqu'à leur terminaison. De plus, ces prolongements protoplasmatiques peuvent s'anastomoser et donner naissance à un réseau.

Les prolongements nerveux sont variables. Dans certains cas, la cellule n'en possède qu'un seul, qui s'enfonce dans le derme et s'y résout en un faisceau de fibrilles nerveuses plus fines, que Eberth et Bunge considèrent comme des cylindre-axes. Ces fibrilles vont prendre part à la constitution du plexus superficiel du derme. Au lieu de naître du corps cellulaire lui-même, le prolongement nerveux peut provenir d'un réseau formé par les anastomoses des prolongements protoplasmatiques.

D'autres cellules terminales sont intercalées sur le trajet d'une fibre nerveuse. Elles sont alors pourvues de deux prolongements, dont chacun va se résoudre en trois ou quatre fibrilles indépendantes, qui entrent comme cylindre-axes dans le plexus du derme.

Les prolongements nerveux de plusieurs cellules voisines peuvent aussi se fusionner bout à bout de manière à produire une chaine nerveuse plus ou moins longue. Les deux prolongements extrêmes se résolvent alors seuls en fibrilles cylindraxiles.

Les cellules terminales sont souvent réunies en groupe de deux ou trois, elles sont reliées les unes aux autres par des fibres d'union et forment un réseau serré par les anastomoses entre les prolongements protoplasmatiques et les prolongements nerveux. De ce réseau partent d'une part les filets terminaux qui s'enfoncent dans l'épiderme, d autre part les fibres nerveuses à conduction centripète.

Nous n'avons pas fait de recherches personnelles sur les terminaisons nerveuses dans la peau de la grenouille avec la méthode de Golgi; c'est pourquoi nous pourrions difficilement nous rendre compte de la valeur et de la signification des éléments décrits par Eberth et Bunge sous le nom de cellules nerveuses terminales. Il nous paraît cependant évident, *a priori*, que les cellules terminales décrites par Eberth et Bunge ne sont pas des cellules nerveuses.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures qui accompagnent leur travail pour s'en convaincre. Les anastomoses que ces auteurs décrivent entre les prolongements protoplasmatiques et les prolongements nerveux d'une même cellule et entre les prolongements des cellules voisines; l'origine du prolongement cylindraxil non de la cellule nerveuse elle-même, mais d'un réseau nerveux formé par les anastomoses des prolongements

protoplasmatiques, tout cela est en opposition manifeste avec les résultats concordants obtenus pendant ces cinq dernières années, par tous ceux qui ont appliqué la méthode de GOLGI à l'étude de la fine structure des centres nerveux. Ce qui prouve d'ailleurs que, dans la peau de la grenouille, il n'existe pas de cellules nerveuses terminales, c'est que dans le travail de RETZIUS, dont nous parlerons plus loin, notre savant collègue de Stockholm a étudié avec la méthode de GOLGI les nerfs de la peau de la grenouille. Il n'a trouvé que des terminaisons nerveuses libres intra-épithéliales, et la figure qu'il en donne diffère totalement des fibrilles colorées en noir représentées par EBERTH et BUNGE dans leur figure 1.

D'ailleurs, après avoir considéré ces cellules terminales comme des cellules nerveuses pourvues de prolongements protoplasmatiques et de prolongements nerveux, pendant tout le cours de la description, EBERTH et BUNGE émettent eux-mêmes des doutes sur la nature nerveuse de ces cellules dans la conclusion de leur travail. Ils sont portés à les considérer tout simplement comme des cellules engaînantes des fibres nerveuses : „ Wir müssen „ darum betonen, „ disent-ils, „ dass die sog. Endzellen der Froschhaut „ weder bekannten terminalen Sinneszellen entsprechen noch peripheri- „ schen Ganglienzellen. Viel verständlicher werden sie uns wenn wir sie „ ihres nervösen Charakters entkleiden, wenn wir sie als Scheidenzellen „ für die terminalen Nervenfasern auffassen. „

Mais, dans ce cas, on se demande ce que peuvent bien être ces prolongements protoplasmatiques et ces prolongements nerveux, que EBERTH et BUNGE ont décrits avec tant de détails, puisque les cellules dont ils proviennent ne seraient que des cellules conjonctives.

Les cellules nerveuses terminales n'existent donc pas, de l'aveu même de EBERTH et BUNGE, et toutes les terminaisons se font par fibrilles libres dans l'épaisseur de l'épiderme, ce qui est en parfait accord avec nos observations chez les mammifères.

RETZIUS a fait, avec la méthode rapide de GOLGI, de nombreuses recherches sur les nerfs de la peau dans les différents groupes de vertébrés. Dans l'épiderme des cyclostomes, des téléostéens, des amphibiens, des reptiles et des mammifères, il a toujours retrouvé la disposition typique que nous avons décrite chez les mammifères, et qui est conforme aux résultats obtenus au moyen du chlorure d'or par LANGERHANS, EBERTH, ARNSTEIN, MOJSISOVICS, MERKEL, RANVIER, KÖLLIKER et beaucoup d'autres : les fibrilles intra-épidermiques se terminent librement entre les cellules épithéliales.

Il a retrouvé la même disposition dans l'épithélium pavimenteux d'un grand nombre de muqueuses : voûte palatine, langue, .épiglotte, cordes vocales, œsophage et vessie, de même que dans l'épithélium cilié du larynx, de la région respiratoire des fosses nasales et de la langue de la grenouille.

Pour ce qui concerne les mammifères, RETZIUS a étudié, comme nous, les terminaisons nerveuses chez la souris blanche et le lapin. « Sie entspricht « so genau der neulich von VAN GEHUCHTEN gelieferten Beschreibung, « dit-il (1), dass ich nicht näher darauf einzugehen brauche, um so weniger « als die durch die Chromsilbermethode gewonnenen Ergebnisse eigentlich « nur die von anderen Forschern vermittelst der Goldmethode dargelegten « Verhältnisse bestätigen. »

---

(1) RETZIUS : Loc. cit., p. 42.

EXPLICATION DES FIGURES

Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire au grossissement de D, 4 (ZEISS).

FIG **1.** Coupe transversale du pavillon de l'oreille de la souris blanche âgée de trois jours.

FIG. **2.** Coupe transversale de la lèvre inférieure de la souris blanche âgée de quatre jours.

FIG. **3.** Quelques fibrilles intra-épidermiques de la lèvre supérieure du rat blanc.

FIG. **4** et **5.** Fibrilles intra-épidermiques des lèvres de la souris blanche.

FIG. **6** et **7.** Terminaisons nerveuses intra-épithéliales dans l'épiderme cutané de la lèvré de la souris blanche.

FIG. **8.** Coupe longitudinale de la peau des pattes de la souris blanche.

FIG. **9.** Coupe longitudinale de la peau de la queue du rat blanc.

FIG. **10.** Coupe transversale de la muqueuse respiratoire chez la souris blanche.

FIG. **11** et **14.** Quelques fibrilles nerveuses intra-épithéliales considérablement épaissies de la lèvre du rat blanc.

FIG. **12** et **16.** Terminaisons nerveuses dans les papilles dermiques de la lèvre de la souris blanche.

FIG. **13.** Plexus fondamental du pavillon de l'oreille d'un embryon de cobaye presque à terme.

FIG. **15.** Ramification terminale d'une fibre nerveuse de la muqueuse respiratoire de la souris blanche, vue par sa face inférieure.

FIG. **17.** Plexus sous-épidermique de la patte d'une souris blanche.


Planche I
fig 1
a
b
b
b
fn
fig 2
fig 3
fig 4
fig 5
fig. 6
fig 7
fig. 8
fig 9
fig. 10
A. Van Gehuchten ad nat. del.

Planche II.

fig 11

fig 12

fig 13

fig 14

fig 15

fig 16

fig 17

A. Van Gehuchten ad nat. del.

F. [illegible] sc

RECHERCHES

A PROPOS DES

OBJECTIONS RÉCEMMENT ÉLEVÉES

CONTRE

LE POUVOIR BACTÉRICIDE DU SANG

PAR

J. DENYS & A. KAISIN

PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE — ÉTUDIANT EN MÉDECINE

(*Mémoire déposé le 4 avril* 1893.)

(TRAVAIL DU LABORATOIRE D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE ET DE PATHOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.)

RECHERCHES A PROPOS DES OBJECTIONS RÉCEMMENT ÉLEVÉES

CONTRE

LE POUVOIR BACTÉRICIDE DU SANG

Il n'entre pas dans notre intention de reprendre à son origine l'histoire des travaux sur le pouvoir bactéricide du sang. La question est à l'ordre du jour, et tout le monde sait la part qu'y ont prise von Fodor, Flügge, Nuttal, Nissen, H. Buchner et ses élèves, Emmerich, Behring, Charrin, Roger, Rovighi, Prudden, Jemma, Pane, Freudenreich, etc. Nous nous contenterons d'exposer brièvement les travaux les plus récents.

Admise d'abord assez généralement et sans contestation, la doctrine du pouvoir bactéricide du sang rencontra des adversaires décidés, parmi lesquels le plus autorisé est assurément M. Metchnikoff (1). Comme l'influence bactéricide des humeurs animales est une propriété éphémère et ne s'observe le plus souvent que pendant une certaine période, après laquelle les bactéries commencent à croître et finissent par pulluler, ce savant est d'avis qu'il s'agit dans ce phénomène d'une adaptation des microbes à un milieu nouveau. Transportées dans le sang ou dans d'autres humeurs animales, les bactéries, si souvent cultivées dans le bouillon ou sur d'autres milieux artificiels, subissent l'action d'un changement brusque de milieu, de sorte qu'un grand nombre d'individus périssent au bout d'un temps plus ou moins court. Il reste cependant des cellules bactériennes plus vigoureuses, qui résistent à l'influence nuisible du changement survenu, s'adaptent à ces nouvelles conditions et produisent une série de générations aptes à vivre dans les humeurs prétendues bactéricides.

---

(1) Voir surtout un article de cet auteur dans *La Semaine médicale*, n° 59, 1892 : *L'immunité dans les maladies infectieuses.*

Dans un travail inspiré par METCHNIKOFF, HAFFKINE (1) constata que les bacilles typhiques, adaptés à la vie dans l'humeur aqueuse des lapins, succombent en grand nombre, lorsqu'on les transporte brusquement dans le bouillon nutritif ordinaire, c'est-à-dire dans un milieu auquel on ne peut reconnaître de pouvoir bactéricide.

DE CHRISTMAS (2), dans un travail sorti également du laboratoire de METCHNIKOFF, observa un phénomène analogue, quand on transporte dans un bouillon nutritif de qualité excellente des bacilles du charbon cultivés dans le sérum.

Tous ces travaux tendent à établir que le changement brusque du milieu est nuisible, du moins dans certains cas, à la vitalité de beaucoup d'organismes.

Un grand nombre d'expérimentateurs s'étant servis de cultures du charbon venues sur milieu artificiel, METCHNIKOFF (3) rechercha si, en recourant à une semence provenant d'une culture dans le sang, on verrait encore cet organisme périr. Dans ce but, il introduisit dans le sang de lapins, non réfractaires ou réfractaires au charbon, du sang de lapins ou de cobayes charbonneux, et jamais il n'observa de diminution.

L'année dernière parut un travail de JETTER (4), fait dans le laboratoire de BAUMGARTEN. L'auteur attribue également la diminution au changement de milieu. D'après lui, on aurait une nouvelle preuve de l'action réelle de ce facteur dans le fait que le nombre des bacilles tués est proportionnel non pas à la quantité de sérum, mais au nombre d'individus ensemencés.

A. VON SZÉKELY et A. SZANA (5) arrivent à la même conclusion.

Nous devons ajouter que les attaques dirigées contre l'existence de la propriété bactéricide ne restèrent pas sans réponse. BUCHNER fit remarquer avec raison que l'interprétation admise par ses adversaires n'était pas conciliable avec le fait que le sérum chauffé à 55°, et qui conservait les

(1) HAFFKINE : *Recherches sur l'adaptation au milieu chez les infusoires et les bactéries* ; Ann de l'Institut Pasteur, t. IV, 1890.

(2) DE CHRISTMAS : *Étude sur les substances microbicides du sérum et des organes d'animaux à sang chaud*; Ann. de l'Institut Pasteur, t. V, 1891.

(3) METCHNIKOFF : *Sur la propriété bactéricide des humeurs*; Ann. de l'Institut Pasteur, t. III, 1889.

(4) P. JETTER : *Untersuchungen ueber die bactericide Eigenschaft des Blutserums*; Arb. auf d. Geb. d. path. Anat., B. I, 1892.

(5) A VON SZÉKELY et SZANA : *Experimentelle Untersuchungen über die Veranderungen der sogenannten mikrobiciden Kraft des Blutes*; Centralbl. für Bakter., B. XII, 1892.

propriétés chimiques et physiques du sérum non chauffé, ne présentait pas de pouvoir bactéricide. En outre, il démontra (1) que les microbes peuvent subir, sans perte, le transport d'un milieu dilué dans un milieu extrêmement riche en peptone et en sucre, et dans un milieu trois à quatre fois plus riche en sels que le sang.

KIONKA (2), en vérifiant les expériences de HAFFKINE et de VON CHRISTMAS sur la diminution que certains microbes subissent quand on les porte de liquides naturels dans des milieux artificiels, arriva à des résultats tout opposés à ceux de ces deux auteurs.

Comme on le voit, l'unanimité est loin de régner sur la question du pouvoir bactéricide du sang; les expériences fondamentales de la doctrine elles-mêmes sont contestées. C'est ce qui nous a engagé à entreprendre les recherches qui suivent. Afin de mettre dans nos travaux un certain ordre, nous examinerons successivement les objections suivantes :

1° La destruction microbienne est due au changement brusque du milieu (METCHNIKOFF, HAFFKINE, VON CHRISTMAS, JETTER, VON SZÉKELY et SZANA, etc.).

2° La destruction est proportionnelle au nombre de microbes ensemencés. Ce fait prouve encore que la cause siège non pas dans le sang, mais dans les microbes (JETTER, VON SZÉKELY et SZANA).

3° La destruction est suivie d'une répullulation, fait qui prouve également qu'il s'agit d'une simple adaption à un milieu nouveau.

4° Le pouvoir bactéricide n'est pas une propriété immanente du sang en circulation, mais il apparaît seulement après son extravasation.

5° Le pouvoir bactéricide n'est pas en corrélation avec la résistance de l'animal. Ainsi, le lapin possède un sang au moins aussi bactéricide pour le bacille du charbon que celui du chien; néanmoins sa réceptivité pour le charbon est bien différente.

(1) H BUCHNER : *Ueber die nahere Natur der bacterientodtenden Substanz im Blutserum* ; Centralbl. f. Bakter., t. VI, 1889. — *Ueber den Einfluss hoherer Concentration des Nahrmediums auf Bacterien*; ibidem, t. VIII, 1890.

(2) H. KIONKA : *Versuche über die bakterientodtende Wirkung des Blutes*; Centralbl. f. Bakt., B. XII, 1892.

§ I.

REMARQUES GÉNÉRALES SUR LA TECHNIQUE.

Avant d'exposer nos expériences, nous devons fixer les conditions générales dans lesquelles elles ont été faites.

Les animaux choisis ont été le lapin et le chien. Nous recueillions leur sang avec les précautions antiseptiques nécessaires soit par la veine jugulaire externe, soit, plus habituellement, par la carotide. Dans les expériences portant à la fois sur plusieurs animaux, nous avions soin de recueillir le sang aux mêmes vaisseaux. Afin d'écarter toute influence nocive éventuelle du chloroforme, nous n'avons pas fait l'anesthésie.

Le sang était reçu directement dans un tube stérilisé muni d'un tampon d'ouate, et battu au moyen d'un fil de fer ou de cuivre recourbé, qui traversait le tampon.

Les expériences de BUCHNER et de beaucoup d'autres ayant établi avec toute la certitude désirable qu'on doit attribuer le pouvoir bactéricide du sang au sérum et non pas à une action directe des globules rouges ou blancs, nous avons presque toujours opéré avec le sang lui-même, rarement avec le sérum pur.

Par le battage, le sang, s'il était veineux, devenait artériel, et nous avons pris soin, dans le cas où nous travaillions avec le sang de plusieurs animaux, de veiller à ce que les tubes eussent exactement la même nuance rouge clair. Cette façon de faire nous a été suggérée par les expériences de VON FODOR (1), d'après lesquelles le pouvoir bactéricide du sang veineux serait plus faible que celui du sang artériel.

Après avoir été battu, le sang était réparti dans des tubes, que nous conservions à la température du corps.

Quant aux microbes, nous avons choisi le bacille commun de l'intestin et le bacille du charbon. A notre avis, le choix de ce dernier organisme, qui a servi à tant d'expériences, n'est pas des plus heureux. Pour bien mettre en lumière le pouvoir bactéricide, il nous semble préférable de s'adresser non pas au microbe qui est par excellence le parasite du sang, mais à un organisme qui, d'un côté, a des propriétés pathogènes bien accusées, et, de l'autre, ne parvient pas à pulluler dans le sang avec cette

(1) J. VON FODOR : *Neuere Untersuchungen über die bakterientödtende Wirkung des Blutes und über Immunisation;* Centralbl. f. Bakt., VII, 1890.

exubérance propre au bacille du charbon. Nous avons néanmoins fait de nombreuses expériences avec ce dernier.

Pour ensemencer le sang, nous avons eu recours soit à des cultures dans le sang, soit à des cultures sur gélose. Dans ce dernier cas, nos cultures avaient environ douze heures de couveuse. Elles se trouvaient donc en plein développement. Au moment de nous en servir, nous faisions une émulsion dans l'eau salée physiologique, qui servait soit aux ensemencements in vitro, soit aux injections intravasculaires. Dans ces émulsions, le bacille de l'intestin se montre exclusivement sous forme d'individus isolés ou en voie de division, les chaînettes et les zooglées en sont absentes. Quant au bacille du charbon, il s'y présente en outre souvent sous la forme de courtes chaînettes, condition qui doit masquer sans doute en partie l'influence du sang. En effet, supposons une chaînette de quatre articles; s'il en meurt trois, elle fournira encore une colonie; si, au contraire, les individus avaient été libres, nous eussions obtenu une colonie au lieu de quatre.

Pour déterminer la marche, progressive ou régressive, du nombre des microbes, nous nous sommes appuyés surtout sur deux procédés :

1° La confection de plaques ou de tubes roulés, suivant la technique connue. Les plaques ont été faites au moyen de gélose peptonisée (gélose 1,2 o/o, peptone 1 o/o, glucose 0,5 o/o, extrait de viande 0,5 o/o), légèrement alcaline. Pour nos expériences avec le bacille du charbon, la gélose renfermait en outre de 4 à 5 °/₀ de gélatine. Nous verrons plus loin la nécessité de cette addition. Pour les tubes roulés, nous nous sommes servis de gélatine peptonisée, ayant la composition suivante : gélatine 10 °/₀, peptone, glucose et extrait de viande dans les proportions indiquées ci-dessus.

Pour chaque plaque ou tube, nous prélevions deux anses, de façon à corriger dans une certaine mesure les écarts pouvant résulter d'une prise inégale. Ceux-ci sont du reste faibles et complétement négligeables. Chaque anse emportait 7 milligrammes de sang; nous ensemencions par conséquent chaque fois 0,014 gr. de sang. Dans nos premières expériences, nous faisions deux plaques à la fois, dans le but de vérifier l'une par l'autre; plus tard, nous avons renoncé à ce contrôle, comme inutile.

2° L'examen microscopique. Cet examen nous paraît très utile; s'il ne peut pas fournir des données aussi précises que la numération des microbes par le nombre de colonies qui poussent sur les plaques, il constitue un moyen de contrôle précieux, nous dirons même nécessaire, dans ce genre de recherches. En effet, comme on le verra plus loin, il nous a permis

d'éviter des erreurs grossières et d'apprécier à leur juste valeur des expériences auxquelles nous aurions, sans son concours, donné une interprétation diamétralement opposée.

Pour obtenir des préparations aussi comparables que possible, nous prélevions toujours, au moyen d'une petite anse, la même quantité de sang; nous l'étalions sur une lamelle, et nous colorions au bleu de méthylène. En préparant des lamelles de temps en temps, toutes les deux heures, par exemple, on peut très bien saisir le moment où la multiplication commence et suivre tous ses progrès. Comme nous l'avons dit plus haut, les cultures d'agar que nous employions pour ensemencer le sang ne renfermaient pas de chainettes, mais uniquement des individus libres ou réunis par couple; il en est de même des cultures âgées dans le sang. Or, quand ces organismes commencent à pulluler, ils ne se séparent pas, mais restent unis en chaînettes gracieuses. L'apparition de ces chaînettes coïncide exactement, comme nos plaques l'ont démontré, avec le début de la pullulation, qui se laisse ainsi facilement surprendre au microscope. Les progrès de la multiplication se jugent ensuite à la longueur des chainettes, à leur abondance, puis au nombre d'individus libres et enfin à l'importance des zooglées. Quand il s'agit du bacille du charbon, le premier signe de la pullulation est également la production de filaments. Ils sont d'abord courts et clair-semés, finalement ils dépassent en longueur le champ du microscope et le parcourent dans toutes les directions. Nous pouvons établir comme principe : que les chaînettes n'apparaissent pas aussi longtemps que la pullulation est entravée.

La confection des plaques et l'examen microscopique sont deux procédés exacts pour suivre la destruction ou le développement microbien. Dans le cours de nos recherches, nous avons appris à en connaitre un troisième : l'examen de la teinte du sang. Ce procédé est très fidèle dans les ensemencements avec le bacille commun; on peut formuler le principe suivant : aussi longtemps que le sang conserve sa nuance primitive, artérielle, on peut être sûr que le développement n'a pas commencé; dès qu'il devient veineux, dès qu'il s'assombrit, on doit s'attendre à voir les plaques et l'examen microscopique renseigner une augmentation du nombre de microbes. Plus ceux-ci deviennent abondants, plus le sang se modifie : il devient de plus en plus sombre, tourne au noir, présente la teinte spéciale du sang désoxygéné; finalement, il devient transparent et couleur de laque par suite de la dissolution des globules rouges. Toutes ces modifications se produisent d'autant plus rapidement que la pullulation

est plus rapide; elles se manifestent parfois en quelques heures, d'autres fois il faut un jour, deux jours et même d'avantage.

Le bacille du charbon imprime au sang les mêmes changements, mais avec plus de lenteur; la pullulation est souvent avancée alors que la teinte du sang n'a pas subi de modifications appréciables. En outre, il nous a semblé que le degré de multiplication et les variations de coloration ne présentaient pas le parallélisme exact que nous avons constaté pour le bacille de l'intestin. Aussi, l'inspection simple du sang n'a-t-elle pour le bacille du charbon qu'une valeur relative.

En résumé, nous avons eu recours, pour obtenir des données absolument précises, à la méthode de numération. Les résultats ainsi obtenus ont été contrôlés par l'examen microscopique et, pour le bacille de l'intestin, par l'état du sang (couleur, transparence).

§ II.

PREMIÈRE OBJECTION : LE CHANGEMENT DE MILIEU EST CAUSE DE LA DIMINUTION.

Nous l'avons dit dans l'exposé historique, une des objections principales, faite à la doctrine du pouvoir bactéricide du sang, est celle qui attribue la diminution au changement brusque du milieu, changement qui est mortel pour un certain nombre d'organismes, incapables de s'adapter aux conditions nouvelles de l'existence.

Tous les auteurs, sauf METCHNIKOFF, paraissent s'être servis constamment pour étudier l'action bactéricide du sang de semence venue sur milieu artificiel : bouillon, gélatine, agar, etc. Le savant russe, comme nous l'avons vu dans l'historique, en expérimentant avec le bacille charbonneux et le sang du cobaye ne put constater aucun indice de ce pouvoir. Outre METCHNIKOFF, nous ne connaissons que JEMMA(1) qui ait utilisé des organismes développés dans le sang. Cet auteur a ensemencé du sang et du sérum de lapin avec des bacilles provenant directement de cobayes charbonneux. Dans une série d'expériences, il obtint une augmention directe, dans une autre, une forte diminution, enfin dans une troisième, la destruction de tous les bacilles.

(1) R. JEMMA : *Sull'azione battericida del sangue di coniglio*; Ref. in Centralbl. f. Bakt., B XII, 1892

Nous donnerons plus loin l'explication de l'insuccès de Metchnikoff. Quant aux expériences de Jemma, qui, deux fois sur trois, sont favorables à la doctrine microbicide; elles ne trouveront peut-être pas grâce aux yeux des adversaires de ce pouvoir, les résultats n'ayant pas été constants et l'auteur employant pour infecter le sang de lapin le sang d'une autre espèce animale : le cobaye.

Dans nos expériences nous avons préalablement cultivé le bacille dans le sang d'un animal de la même espèce.

EXPÉRIENCE I.

Ensemencement de deux portions de sang de chien avec une culture de bacille de l'intestin dans le sang de chien. Une portion reçoit une anse, l'autre trois. Plaques doubles.

	DE SUITE	APRÈS 1 1/2 HEURE	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 4 1/2 HEURES	APRÈS 6 HEURES
Portion A	9936	3984	627	54	24
(1 anse)	10000	4344	566	69	19
Portion B	36000	20304	12824	5712	11756
(3 anses)	34748	15688	14060	6324	7560

Malgré le transport de sang à sang, la destruction dans la portion A, atteint des proportions considérables; après 6 heures, de dix mille environ qu'il était, le chiffre des microbes tombe à une vingtaine.

Dans la portion B, la diminution est également manifeste; de 36000 et de 34000, le nombre d'organismes s'abaisse en 4$^1/_2$ heures à 5000 et à 6000.

EXPÉRIENCE II.

Sang de deux chiens différents. Ensemencement avec une culture de bacille commun dans le sang de chien.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES
Chien I	24000	540	7
Chien II	12870	2300	588

Nous pourrions multiplier ce genre d'expériences, mais nous jugeons la chose inutile, toutes se ressemblent; dans la suite, du reste, nous en rencontrerons encore de nombreux exemples, tout aussi concluants. *Si l'on ensemence le sang avec des bacilles adaptés à ce milieu, la destruction est sensiblement aussi forte que si on l'ensemence avec des bacilles développés sur l'agar.* Les auteurs qui interprètent la diminution par le changement brusque du milieu pourraient tout au plus faire à cette expérience l'objection suivante. Le sang qui sert à ensemencer le sang frais n'a plus la même composition que ce dernier. il s'est désoxygéné, l'hémoglobine s'est dissoute en partie ou en totalité dans le sérum, il s'y est sans doute produit d'autres modifications, et par conséquent les deux milieux ne sont plus identiques. Mais nous leur ferons remarquer en premier lieu, qu'au point de vue de la composition chimique et des propriétés physiques, l'analogie entre les deux sangs est bien étroite, beaucoup plus étroite qu'entre le sang d'un côté et un milieu de culture artificiel, comme la gélose, de l'autre. Si le changement du milieu était la cause de cette énorme diminution, le transport de sang à sang devrait être suivi d'une diminution notablement moindre que celle résultant du transport du sang à un milieu aussi hétérogène que la gélose. Or, comme nous venons de le dire, la différence n'est pas sensible; les microbes succombent en quantité aussi forte lorsqu'ils proviennent du sang, que lorsqu'ils proviennent de l'agar, dont la constitution est infiniment plus éloignée de celle du sang frais que le vieux sang l'est de ce dernier.

En second lieu, et cette raison nous paraît absolument décisive, la destruction se produit quel que soit l'âge de la culture qui sert à l'ensemencement. Pour l'obtenir, il n'est pas nécessaire de recourir à une culture âgée, dans laquelle les globules rouges sont plus ou moins dissous; on arrive au même résultat en employant pour faire le nouvel ensemencement un sang dans lequel la pullulation est à son début, c'est-à-dire un sang qui ne se distingue du sang frais à l'œil nu et au microscope que par une nuance légèrement plus sombre. Nous en verrons plus loin des exemples.

Dans ces conditions, on ne peut invoquer les différences entre les deux milieux. *Quel que soit l'âge de la culture dans le sang, la destruction se produit toujours. Il faut donc pour l'expliquer recourir à un autre facteur que les conditions nouvelles imposées sans préparation au bacille de l'intestin.*

Il est à peine nécessaire de faire remarquer que nous n'entendons nullement contester la justesse des expériences de ceux qui ont démontré que le changement de milieu peut, dans certaines circonstances, être mortel pour un certain nombre d'individus. Nos expériences ont uniquement pour but d'établir que ce facteur est incapable de rendre compte de la diminution qui succède à l'introduction du bacille de l'intestin dans le sang.

§ III.

DEUXIÈME OBJECTION : IL Y A PROPORTIONNALITÉ ENTRE LE NOMBRE DE MICROBES TUÉS ET LE NOMBRE DE MICROBES ENSEMENCÉS.

Nous avons vu dans l'exposé historique que certains adversaires du pouvoir bactéricide ont trouvé un appui à leur manière de voir dans ce fait, que le nombre de microbes qui meurent est proportionnel au nombre de microbes ensemencés.

D'après eux, la proportion des survivants représente une valeur constante. Pour fixer les idées, prenons un exemple. Dans une portion de sang nous introduisons mille organismes ; au bout d'un certain temps, nous constatons qu'il n'en reste plus que cent, c'est-à-dire 10 o/o. D'après les adversaires du pouvoir bactéricide, si au lieu de faire l'ensemencement avec mille microbes, nous en avions employé dix mille, nous en aurions conservé mille. En opérant avec cent organismes, il nous en serait resté 10, c'est-à-dire toujours la même proportion de 10 o/o. Cette proportionnalité est un postulat irrécusable de leur interprétation. Si sur mille individus nous en trouvons neuf cents incapables de supporter le changement, nous en compterons neuf mille sur dix mille, et nonante sur cent, c'est mathématique. Or, cettè proportionnalité n'existe pas. Buchner déjà l'avait constaté ; plus il introduisait de microbes, moins il en mourait, toute proportion gardée, et ce manque de proportionnalité nous a paru précisément être un des caractères les plus remarquables de la destruction des microbes par le sang. Le bacille de l'intestin nous en a fourni à chaque instant des exemples des plus démonstratifs.

L'expérience I peut servir de preuve. C'est après quatre heures et demie que les portions A et B nous présentent en même temps les chiffres les plus bas ; de 9936 et 10000 individus, nous tombons à 54 et à 69 ; de

36000 et de 34748, à 5712 et à 6324. Établissons la proportion en prenant la moyenne des chiffres et nous trouverons que le nombre des survivants est :

dans la portion A, de 0,6 0/0
- B, de 17 0/0.

Établissons à présent la même proportion pour la sixième heure. Nous obtenons :

dans la portion A, 0,2 0/0 de survivants
- B, 27 0/0 -

Le lendemain matin, après 24 heures de couveuse, l'écart existe encore. La portion A ne montre au microscope que de rares microbes; une anse de sang, distribuée sur toute la surface d'un tube d'agar oblique, ne fournit que 23 colonies. La portion B, au contraire, renferme beaucoup de microbes, et un ensemencement fait de la même manière fournit une quantité innombrable de colonies.

Comment concilier ces résultats avec ceux obtenus par JETTER?

Répétons d'abord une remarque précédente. Quoique le bacille du charbon ait été l'organisme le plus employé pour étudier le pouvoir bactéricide du sang, on ne pouvait, à notre avis, faire un choix plus malheureux. En effet, il constitue le microbe parasite par excellence du sang, celui vis-à-vis duquel ce liquide doit être le plus impuissant. Il nous semble qu'il eut été beaucoup plus rationnel de faire ces recherches avec d'autres microbes, aptes à trouver dans le sang tout ce dont ils ont besoin pour se multiplier, mais qui n'y pullulent pas, aussi longtemps qu'ils sont renfermés dans le corps, avec cette exubérance propre au microbe charbonneux.

Deuxième remarque. Presque tous les auteurs, qui ont expérimenté avec ce bacille et qui ont tiré de leurs recherches des conclusions soit favorables, soit défavorables au pouvoir bactéricide, ne se sont guère souciés d'établir ce qui pouvait revenir au changement brusque du milieu. Chose singulière, les adversaires les plus résolus du pouvoir microbicide, eux qui devraient avoir continuellement sous les yeux ce principe : que chaque changement de terrain peut coûter une hécatombe d'organismes, ne se soucient nullement d'appliquer ce principe quand ils partent en guerre contre l'action désinfectante du sang. Comme JETTER, par exemple, ils empruntent leur semence à des cultures sur agar et la déposent dans le sang. Ils constatent qu'il y a dimunition, que cette diminution est indépendante de la masse du sang, mais plus ou moins proportionnelle au nombre de microbes introduits, et ils en concluent que le pouvoir bactéricide est une

chimère. Pour notre part, nous n'admettrons jamais les conclusions de ces expérimentateurs, aussi longtemps qu'ils n'auront pas fait des recherches dans lesquelles ils ensemenceront une portion de sang avec des bacilles provenant directement de la gélose, et une autre portion du même sang avec des bacilles cultivés dans le sang; alors seulement ils pourront faire la part des deux agents : changement du milieu et pouvoir bactéricide; ils trouveront peut-être alors que la proportionnalité s'évanouit. Peut-être aussi, trouveront-ils que la grosse part dans la destruction revient réellement aux conditions nouvelles de l'existence, ce qui ne doit pas trop étonner quand il s'agira du bacille charbonneux, un parasite par excellence du sang. Ils auront eu en tout cas le grand mérite d'avoir attiré l'attention sur les erreurs auxquelles l'ignorance de ce phénomène peut donner lieu. En attendant, nous nous permettons de considérer leurs conclusions comme non avenues, et de poser en principe que seules les expériences, dans lesquelles on inocule de sang à sang, font loi dans la question.

Nous venons de voir que le bacille commun, introduit dans le sang, succombe en masse d'autant plus considérable que la quantité de sang est plus forte. Si l'on ajoute des doses très fortes, la diminution est beaucoup plus faible. En outre, elle est de très courte durée, et la multiplication au lieu de ne commencer qu'après 8 heures, 10 heures ou même plus tard, débute après 6 heures, 4 heures et même plus tôt.

EXPÉRIENCE III.

Ensemencement de sang de chien avec une émulsion concentrée du bacille de l'intestin cultivé sur agar.

DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 9 HEURES
65600	1120	96	44
201600	27800	128160	200000

Là où nous avons le moins de microbes, la diminution est progressive pendant toute la durée de l'observation qui est de 9 heures; dans la portion où il y en a le plus, après la sixième heure la multiplication est considérable, équivalant à peu près au quintuple du chiffre précédent; elle est tellement forte que l'on peut, sans crainte de se tromper, rapporter le début du développement à la fin de la quatrième heure.

Cette pullulation précoce mérite de fixer notre attention, car elle nous permet de pénétrer au cœur du phénomène. Comme elle survient aussi bien avec une semence de sang qu'avec une semence de gélose, nous pouvons exclure le changement brusque du milieu, et pour l'expliquer nous ne trouvons que deux interprétations possibles :

1° Quand on pratique un ensemencement abondant, on introduit, avec les microbes, des substances très favorables à leur développement et qui font défaut dans le sang frais. Ces substances font, pour employer une expression consacrée, les frais du premier établissement et permettent aux organismes d'entrer en multiplication au bout de peu de temps.

2° Ou bien on ajoute au sang frais une substance antagoniste du pouvoir bactéricide, substance qui ne se trouve pas dans le sang vierge, mais qui s'y forme par suite de la pullulation microbienne, et qui, ajoutée en certaine proportion à ce milieu, lui enlève sa puissance destructrice.

Il est évident que si nous pouvons écarter la première hypothèse, il faudra bien admettre la seconde.

Commençons par l'examen de la première : un ensemencement large apporte des principes très favorables au développement microbien.

Nous devons rejeter cette interprétation pour les motifs suivants :

Premier motif.

Ces substances hypothétiques sont apportées également quand on ensemence de petites doses ; elles sont alors en moindre quantité, il est vrai, mais les organismes qui doivent les utiliser sont proportionnellement moins nombreux. Si l'aliment est moins abondant, les consommateurs le sont aussi, et en somme chaque microbe trouve à sa disposition la même quantité de nourriture.

Deuxième motif.

Rien ne nous autorise à admettre l'existence de ces principes. En effet, on ne peut les concevoir que sous deux formes :

Ou bien ce sont des ferments élaborés par les microbes et qui leur permettent d'utiliser les matériaux du sang;

Ou bien ce sont des substances directement assimilables ; mais dans ce cas ce ne peuvent être que des dérivés de microbes, des produits de désassimilation, des produits cadavériques.

L'une et l'autre supposition peuvent être facilement écartées.

Fermi a démontré que les ferments microbiens sont détruits, comme les ferments digestifs des animaux supérieurs, par une température de 60°.

Or, comme nous en verrons de nombreux exemples plus loin, l'addition des cultures anciennes bouillies a sur la pullulation la même influence que celle des cultures non chauffées. Les principes favorisants ne peuvent donc être des ferments.

Sont-ce peut-être des substances facilement assimilables par les microbes, des fragments moléculaires difficiles à édifier, et dont la construction demande beaucoup de temps et d'efforts? Ces fragments moléculaires se trouveraient tout formés dans les cultures anciennes renfermant beaucoup d'individus morts, et seraient tout façonnés pour reprendre place dans un organisme nouveau.

Pour trancher la question, nous avons imaginé l'expérience suivante : à une première série de portions sanguines, nous ajoutons des doses croissantes de semence vivante ; à une deuxième, nous ajoutons les mêmes doses de semence, mais après l'avoir tuée par une exposition de 10 minutes à une température de 58°, en un mot, nous y introduisons d'emblée des produits cadavériques à dose croissante et d'autant plus assimilables que la température à laquelle ils ont été exposés doit avoir activé considérablement leur dissolution. De plus, dans chaque tube de cette dernière série, nous introduisons une petite quantité de culture vivante, la même pour tous les tubes. Si c'est l'absence d'aliments facilement assimilables qui produit la diminution, et si ce sont des produits cadavériques qui remédient à cet état de chose, l'addition de culture chauffée doit avoir pour effet de réduire cette destruction dans une mesure considérable. Or, l'expérimentation établit que cette addition n'exerce pas l'influence qu'on serait en droit d'attendre d'elle.

EXPÉRIENCE IV.

L'expérience comprend 4 tubes. Aux 2 premiers, on ajoute respectivement 1 anse, et 1 goutte d'émulsion de bacille commun dans l'eau salée, venu sur agar. Aux 2 suivants, la même quantité de culture stérilisée à 58° pendant 10 minutes, plus une anse d'émulsion vivante par tube.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 10 HEURES
Émulsion vivante	A. 1 anse	19600	14	
	B. 1 goutte	95200	9265	1870
Émulsion morte	C. 1 anse	14025	34	
	D. 1 goutte	8080	501	41

La comparaison entre les tubes B et D surtout est intéressante. Quoiqu'ayant à leur disposition les produits cadavériques de 95000 de leurs semblables, les 8000 bacilles du tube D diminuent néanmoins dans une proportion énorme, quoique plus lentement que dans le tube A.

On pourra remarquer de nouveau, à propos des tubes A et B, que la diminution est d'autant plus faible que l'ensemencement est plus abondant.

L'expérience suivante est tout aussi démonstrative.

EXPÉRIENCE V.

L'expérience comprend 6 portions de sang; 3 reçoivent les bacilles vivants (émulsion dans l'eau salée d'une culture sur agar), 3 autres, la même émulsion stérilisée à 58°, plus une goutte d'émulsion vivante.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 9 HEURES
Émulsion vivante	A. 1 goutte	65600	1120	96	44
	B. 2 »	77200	1890	528	364
	C. 4 »	124400	6937	4680	
Émulsion morte	D. 1 »	50000	415	92	65
	E. 2 »	50000	2600	216	304
	F. 4 »	50000	2160	554	369

Pas plus que dans l'expérience précédente, l'addition de culture morte n'a préservé les microbes de la décimation.

Dans ces conditions, il nous paraît illicite de prétendre que la pullulation précoce et la préservation d'un grand nombre de microbes, deux faits que l'on observe après les ensemencements abondants, dépendent de l'apport simultané de déchets microbiens.

Troisième motif.

La troisième raison nous paraît tout à fait péremptoire. Si la diminution tient à une disette de principes immédiatement et facilement assimilables, elle doit s'évanouir dès que l'on ajoute au sang des matériaux nutritifs de premier choix et utilisables sans préparation antérieure. Or, comme nous allons le voir à l'instant, cette addition laisse la propriété bactéricide persister dans toute sa puissance.

Déjà BUCHNER a démontré que l'on peut diluer le sérum avec du bouillon dans la proportion de 2 à 3, sans nuire sensiblement au pouvoir bactéricide. Le bouillon dont se servait cet auteur était légèrement alcalin et composé de peptone et d'un macéré de viande.

Le sérum, dilué dans la proportion indiquée et encore actif, renfermait donc une quantité notable de peptone. Malgré la présence de cet aliment de premier ordre, la pullulation n'avait pu se produire.

Nous avons repris les expériences de BUCHNER, mais avec quelques variantes destinées à faire ressortir encore davantage l'impuissance dans laquelle se trouvent les microbes au contact avec le sang.

Nous avons en premier lieu déterminé le minimum d'aliments nécessaires au bacille de l'intestin pour entrer en pullulation. Dans ce but, nous avons fabriqué un bouillon très concentré, à réaction alcaline aussi faible que possible et qui avait la composition suivante :

Peptone	10 gr.
Glucose	5 gr.
Extrait de viande . . .	5 gr.
Eau	80 gr.

Neutralisation par le carbonate de sodium.

En diluant ce bouillon dans de l'eau pure, nous avons formé 3 solutions, dont la première renfermait 0,01 o/o, la seconde 0,05 o/o et la troisième 0,1 o/o de peptone, le sucre et l'extrait de viande à dose moitié moindre. Ces trois solutions ont été ensemencées avec du bacille commun et nous ont donné les chiffres suivants.

EXPÉRIENCE VI.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 18 HEURES
A. Eau renferm. 0,01 o/o de peptone	1995	1020	840	331	0
B. Eau renferm. 0,05 o/o de peptone	1800	1620	1650	7800	Solution troublée
C. Eau renferm. 0,1 o/o de peptone	1330	1859	5170	80000	Trouble plus marqué

Ainsi, la solution ne renfermant qu'un dix-millième de peptone et un vingt-millième de glucose et d'extrait de viande s'est montrée incapable

d'alimenter le bacille commun ; mais la solution suivante, aux cinq dix-millièmes de peptone, après une diminution négligeable et qui se trouve dans la limite d'erreur possible, a fourni un développement abondant. Dans la troisième solution, au millième de peptone, le développement est encore plus actif.

Nous avons ici, comme limite inférieure de multiplication, cinq dix-millièmes de peptone, mais l'écart de composition entre la solution A et la solution B est assez fort pour permettre d'espérer, qu'en établissant des concentrations intermédiaires, on trouvera une limite encore plus basse. C'est en effet ce que l'expérience a permis d'établir.

EXPÉRIENCE VII.

L'expérience comprend deux portions d'eau pure mélangée au bouillon précité, de façon à contenir 0,025 et 0,05 o/o de peptone.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES
A. 0,025 o/o de peptone	2660	6035	12835
B. 0,05 o/o de peptone	3060	9720	15400

Les deux tubes accusent une multiplication immédiate. *Nous concluons que le bacille commun mis en suspension dans l'eau en présence de* 0,025 o/o *de peptone*, 0,012 o/o *de glucose et* 0,012 o/o *d'extrait de viande, trouve assez de matériaux pour entrer en pullulation immédiate et rapide.*

Que se passe-t-il si, au lieu d'eau, on prend du sang? Les expériences de Buchner nous faisaient espérer que le sang tolérerait, sans perdre son pouvoir, des doses de peptone, de glucose et d'extrait de viande de beaucoup supérieures à celles qui sont strictement nécessaires au développement du bacille de l'intestin. Aussi avons nous opéré d'emblée avec des doses assez fortes. Le procédé opératoire est le même qu'avec l'eau. Au sang nous ajoutons de petites portions du bouillon concentré de plus haut, de façon à obtenir la proportion désirable.

Nous commençons par une expérience comprenant 4 portions : une portion témoin A, sans addition, une portion B renfermant un pour mille de peptone, une portion C avec un quart pour cent, et une portion D avec un demi pour cent.

EXPÉRIENCE VIII.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES
A. Portion témoin	2660	170	4	1
B. 0,1 0/0 peptone	2070	160	1	1
C. 0,25 0/0 peptone	2240	348	3	3
D. 0,5 0/0 peptone	2400	238	8	5

La présence de la peptone, du sucre et de l'extrait de viande n'ont aucunement empêché les bacilles de succomber.

Ces résultats nous ont encouragé à augmenter encore les doses.

EXPÉRIENCE IX.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES
A. Portion témoin	7055	405	29	13
B. Peptone 0,5 0/0	4675	265	57	13
C. Peptone 1,0 0/0	3330	290	53	12

La présence de la peptone à raison de 1 0/0, du glucose et de l'extrait de viande à raison de 0,5 0/0, est encore restée sans effet; les bacilles succombent aussi facilement que lorsqu'ils se trouvent dans le sang pur.

De crainte que l'on ne nous objecte que la concentration trop forte retarde à elle seule le développement, nous avons essayé différents degrés de concentration depuis 0,1 0/0 jusqu'à 1 0/0; nous avons expérimenté également l'addition de peptone seule, de glucose seul, d'extrait de viande seul, ou l'addition de deux de ces substances, mais toujours avec le même résultat : le bacille commun plongé dans le sang est incapable de profiter de ces matériaux de premier choix.

Deux éventualités seules seraient capables d'enlever à ces expériences leur signification :

1° Les substances nutritives ajoutées au sang sont détruites par ce dernier et ne peuvent par conséquent servir à nourrir les organismes;

2° Les substances nutritives ne sont pas détruites, mais elles sont inaptes à la consommation microbienne, parce qu'elles forment avec certains principes du sang des combinaisons, lâches il est vrai, mais assez étroites cependant pour leur enlever leur indépendance.

Malgré le haut degré d'invraisemblance de ces deux interprétations, nous tenons cependant, vu l'importance de la question, à les examiner avec quelque détail.

Nous commençons par la première : les aliments ajoutés sont détruits par le sang.

Personne n'osera soutenir cette thèse pour les substances minérales qui composent l'extrait de viande. Pour ce qui regarde la peptone, nous pouvons avoir la certitude complète qu'elle n'est pas détruite par le sang. HOFFMEISTER a démontré, que cette substance introduite même en petite quantité dans le sang, s'y maintient sans changement, et l'un de nous, à propos des recherches faites avec H. DE MARBAIX (1) sur le sort de la peptone dans le sang in vitro, a pu confirmer entièrement les expériences de HOFFMEISTER.

C'est ainsi que si on ajoute à ce milieu 1 o/oo de peptone et qu'on abandonne le tout pendant 24 heures à la température du corps, on ne peut pas constater de diminution sensible de la substance ajoutée. Nous sommes donc bien surs que la peptone que nous introduisons dans le sang n'est pas détruite par ce dernier.

Quant au glucose, il se comporte un peu différemment. Des recherches récentes ont démontré que la quantité de sucre, qui se trouve normalement dans le sang, diminue peu à peu dans le sang extrait, mais cette destruction est lente et ne porte que sur une partie de la substance; l'autre portion est conservée, et, dans les cas où nous ajoutons jusque 0,5 o/o de glucose, nous pouvons être certains qu'une grande partie se maintient intacte.

Nous voilà donc rassurés sur la question de la conservation des principes alimentaires dans le sang.

Nous pouvons également écarter la deuxième interprétation : l'immobilisation des aliments, par exemple, par suite d'une combinaison lâche quelconque.

Un instant de réflexion nous convaincra de suite que cette hypothèse n'a pas plus de fondement que la première; tous les principes que nous avons

(1) J. DENYS et H. DE MARBAIX : *Sur les peptonisations provoquées par le chloroforme et quelques autres substances*; La Cellule, t. V, 1889.

ajoutés au sang y conservent certainement leur indépendance et sont aptes à diffuser dans les microbes et, par conséquent, à les nourrir.

Ce ne sont assurément pas les sels qui sont retenus par les principes constituants du sang. Il suffit de posséder les connaissances les plus élémentaires de physiologie pour savoir que la composition saline du sang est exactement fixée, et que tout excédant est rejeté rapidement hors de la circulation. Les substances salines en excès ne sont donc retenues par aucune affinité, mais conservent une indépendance complète.

La peptone, elle aussi, conserve son autonomie. Pour le prouver, il suffira de citer les expériences que l'un de nous fit avec Poot (1) sur le sort de la peptone injectée dans le sang. Comme nous l'avons dit plus haut, la peptone se maintient très bien dans le sang extrait des vaisseaux; mais, si on l'injecte dans la circulation, elle disparaît avec une rapidité extraordinaire. On peut voir disparaître en quelques minutes les dernières traces de 50 gr. de ce produit; celui-ci conserve donc au milieu du sang une mobilité extrême et, s'il diffuse avec une si grande rapidité dans les différents organes, nous ne voyons pas pourquoi il ne pénètrerait pas également dans les microbes.

Enfin, pour ce qui regarde le sucre, personne ne doutera de sa faculté nutritive au sein du sang, car, pendant la vie déjà, il a pour mission d'alimenter tous les tissus; s'il se trouvait immobilisé dans le sang, ce rôle lui serait rendu absolument impossible.

Nous concluons : *non seulement la peptone, le glucose et l'extrait de viande, ajoutés au sang, s'y conservent, mais ils y gardent l'indépendance, la liberté, la mobilité nécessaires pour subvenir à la nutrition des microbes.*

Voilà donc toute difficulté écartée. *Si le bacille commun refuse de pulluler dans un sang activé par l'addition d'aliments de première valeur, ce ne peut être que parce qu'il entre en conflit avec un poison qui le rend malade et le tue.*

Ce fait nous paraît de la plus grande importance au point de vue de la démonstration de la propriété bactéricide et nous avouerons volontiers qu'il constitue, à notre avis, la preuve la plus solide de l'existence de cette propriété. Elle gagne encore en force si l'on compare, d'un côté, les besoins faciles à satisfaire du bacille de l'intestin, de l'autre, l'abondance de nourriture qu'on lui présente, sans aucun profit pour lui. Dans de l'eau renfermant 0,025 o/o de peptone et moitié moins de glucose et d'extrait de

(1) J. Denys et J. Poot : *Sur le sort de la peptone injectée dans le sang*; La Cellule, t. VI, 1890.

Liebig, cet organisme pullule vigoureusement; mais dans le sang contenant une dose quarante fois plus forte, et qui devrait être pour lui un milieu de prédilection, il meurt misérablement. Le résultat est d'autant plus étonnant que ce microbe a des exigences nutritives très faibles, puisqu'il vient bien dans les solutions de Nægeli.

Enfin faisons remarquer que la proportion de 1 o/o n'est sans doute pas la dose limite; en mettant un peu plus de hardiesse dans les expériences, on obtiendrait encore une abondante hécatombe malgré des doses plus fortes.

§ IV.

TROISIÈME OBJECTION : LA DESTRUCTION EST SUIVIE D'UNE RÉPULLULATION.

Nous arrivons maintenant à la troisième difficulté suscitée par les adversaires du pouvoir bactéricide : la répullulation qui succède à la destruction.

Voici comment ils formulent cette difficulté. Vous ajoutez à une portion de sang 10000 microbes, il en meurt 9900. C'est fort bien, mais comment expliquez-vous que si vous ajoutez à une seconde portion du même sang 1000 organismes, c'est-à-dire dix fois moins, il y a encore une répullulation? Comment se fait-il que le sang qui a détruit 9900 microbes n'est pas venu à bout de ces 1000? Ce fait n'indique-t-il pas suffisamment que le sang se comporte d'une façon passive et que la destruction est simplement due à un changement de milieu?

Il est facile, à notre avis, de répondre à cette objection.

Nous ferons remarquer d'abord que la répullulation n'est pas constante. Buchner et d'autres ont déjà fait cette remarque. Il arrive bien souvent que le sang a tout détruit et nous-mêmes nous avons eu plus d'une fois l'occasion de vérifier cette assertion. Ainsi, il nous est arrivé de trouver sur la première plaque un millier d'organismes et de constater le lendemain que le sang, après 18 ou 24 heures de couveuse, était parfaitement stérile et ne donnait plus lieu à aucun développement. Nos plaques étaient faites avec deux anses, par conséquent avec 0,014 gr. de sang; cette petite quantité de sang était venue à bout d'un millier de microbes, et, comme la portion totale de sang comprenait une dizaine de centimètres cubes, cette destruction s'était opérée avec le même succès dans 700 autres portions de sang du volume de celle employée pour la confection de la plaque.

Dans un certain nombre de cas, l'extermination est donc générale et satisfait aux exigences des adversaires du pouvoir bactéricide, mais il faut pourtant reconnaître que le plus souvent, au bout d'un temps variable, les organismes qui ont survécu entrent en multiplication et finissent par transformer en véritable culture ce terrain où, tout d'abord, ils ne parvenaient même pas à se conserver.

Ce fait est-il contraire à la doctrine du pouvoir bactéricide? Nullement, et voici pourquoi.

On ne doit pas oublier que les expériences in vitro se font avec un sang soustrait à l'action des tissus vivants, avec un sang dans lequel s'établissent dès sa sortie des modifications chimiques et cellulaires, qui en altèrent peu à peu la constitution. Il s'y accumule des produits de désassimilation dont il ne peut plus se débarrasser; d'un autre côté, il se charge de produits microbiens, qui, comme nous l'avons déjà dit et comme nous le démontrerons bientôt, sont antagonistes du pouvoir microbicide. Quoi d'étonnant, dans ces conditions, que son action finisse par s'éteindre. Si cet épuisement survient après la destruction de tous les organismes, les conséquences sont nulles, mais s'il se produit alors qu'il y a encore des survivants, ceux-ci, libres de toute entrave, se mettent à pulluler.

Cet épuisement du sang n'est pas une hypothèse, mais se laisse au contraire facilement démontrer. Il se produit même si on le soustrait à tout contact microbien. Déjà Nissen avait attiré l'attention sur ce fait; il avait trouvé que le sang du lapin conservé pendant quelques heures perdait son pouvoir bactéricide. D'après Buchner, la disparition de ce pouvoir chez le lapin serait plus lente, car cet auteur a obtenu une destruction microbienne notable avec du sérum vieux de quinze jours et conservé à basse température. La contradiction qui existe entre ces deux auteurs n'est qu'apparente; elle tient à la température à laquelle ils conservaient leurs échantillons. D'après nos expériences, voici comment se comporte le sang de chien. Conservé à la température de la chambre, il perd son pouvoir peu à peu, tout en le gardant pendant plusieurs jours; conservé au contraire à la couveuse, il le perd rapidement, ordinairement après vingt-quatre heures, presque toujours après deux jours. La perte de ce pouvoir nous a semblé indépendante d'une dissolution des globules rouges, car elle se produit avant que l'on puisse constater au microscope ou à l'œil nu le moindre indice de cette dissolution.

Voici une expérience à l'appui de nos assertions.

EXPÉRIENCE X.

Le sang, après 48 heures de couveuse, est démontré aseptique par une plaque. Inoculation avec une culture de bacille de l'intestin dans du sang de chien.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES
Sang de 48 h.	20160	8792	280000
Sang frais	18990	390	56

La différence est tellement frappante qu'elle se passe de commentaires. Nous pourrions multiplier les exemples, mais ce serait allonger inutilement notre exposé. Nous avons du reste constaté la même décadence chez le lapin. *Le sang retiré des vaisseaux et conservé à l'abri des microbes perd peu à peu son pouvoir bactéricide. Cette perte explique très bien à elle seule la répullulation.*

Les adversaires du pouvoir bactéricide pourraient expliquer la pullulation immédiate dans le sang vieux en admettant que celui-ci a subi des transformations qui en font un aliment excellent, tandis que le sang frais est impropre au développement. Dans cette hypothèse, par suite des modifications consécutives à la sortie des vaisseaux, le sang se chargerait peu à peu de principes nutritifs qui permettraient aux organismes de se multiplier de suite. Nos expériences avec addition de peptone, de glucose et d'extrait de viande au sang nous autorisent à rejeter cette interprétation; mais voici une autre raison qui lui enlève tout appui. Si, comme les adversaires de l'influence bactéricide pourraient le prétendre, le sang frais tue les microbes parce qu'il n'est pas nutritif, tandis que le sang vieux les fait prospérer parce qu'il s'est transformé en matières alimentaires, l'addition de sang frais au sang vieux ne pourra pas empêcher la multiplication. Tout au plus pourra-t-il la ralentir en diluant les principes nutritifs; si au contraire il se comporte d'une façon purement passive, toute destruction notable devra faire défaut. Or c'est le contraire que l'on observe, *le sang frais, additionné au sang vieux, lui enlève ses propriétés nutritives exactement comme le ferait l'addition d'un antiseptique.*

EXPÉRIENCE XI.

Mêmes sangs que dans l'expérience X. A, vieux sang; B, portions égales de sang vieux et de sang frais; C, une partie de sang vieux et trois parties de sang ancien; D, sang frais.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES
A. Sang vieux pur	20170	8790	280000
B. Sang vieux, 1 p. Sang frais, 1 p.	15660	910	78
C. Sang vieux, 1 p. Sang frais, 3 p.	12100	350	22
D. Sang frais pur	18990	390	56

Ainsi, il a suffi d'additionner au sang ancien son volume de sang récent, pour lui restituer à peu près la totalité de son pouvoir bactéricide. Une simple dilution, dans la même proportion, des principes nutritifs n'aurait certainement pas eu le même effet.

Mais ce n'est pas le vieillissement seul du sang qui le rend impuissant, l'introduction de microbes, même de microbes tués, est également une cause d'affaiblissement, et une cause puissante.

En voici un exemple :

EXPÉRIENCE XII.

Nous divisons 30 centimètres de sang frais en trois parts égales, A, B, C.

A, la 1re, est employée comme telle;

A la 2me, B, nous ajoutons 0,05 cc. d'une suspension de culture tuée de bacille commun sur pomme de terre à 10 0/0 (eau 90 gr., culture 10 gr.);

C, à la 3me, 0,2 cc. de la même suspension.

Les 3 portions sont maintenues pendant dix minutes à la température du corps et fréquemment agitées; nous les ensemençons ensuite avec une anse de culture vivante et nous procédons à la confection des plaques. Le tableau suivant fait ressortir d'une façon frappante l'action funeste des produits microbiens.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 1 1/2 HEURE	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 4 1/2 HEURES	APRÈS 6 HEURES
A.	1062	Diminution	Diminution	5	0
	1204			12	0
B. 0,05 cc.	1309	2100	2976	1256	1028
susp. micr morte	1080	1825	2610	1350	935
C. 0,2 cc.	1476	1968	5670	3 à 4 fois	3 à 4 fois
même susp.	1558	2265	5440	autant	davantage

Le lendemain A est stérile (ensemencement sur agar incliné), B et C sont remplis de bâtonnets.

Cette expérience est des plus instructives : 1/200 de suspension microbienne morte nuit considérablement au pouvoir bactéricide (tube B); la suspension étant au dixième, nous trouvons que cet effet s'obtient en réalité par l'adjonction de 1/2000 de microbes purs, et si nous admettons qu'ils renferment 80 0/0 d'eau, par 1/10000 de microbes desséchés !

Le même calcul nous apprend que l'addition de microbes desséchés au 1/2500 a donné lieu à un développement immédiat.

Si l'on ne tenait compte que de cette seule expérience, on pourrait être porté a considérer ce résultat, non pas comme l'effet de la neutralisation du pouvoir bactéricide, mais comme la suite de l'introduction dans le sang de substances éminemment nutritives. Nous avons vu plus haut ce qu'il faut penser de cette interprétation. Nous trouverons du reste plus loin, dans nos expériences sur le sang en circulation, un nouvel argument contraire à cette manière de voir.

L'action nuisible des microbes morts sur le pouvoir bactéricide s'exerce avec une grande puissance, mais les microbes vivants, d'après nos diverses expériences, paraissent jouir d'une influence bien plus grande encore. Pour l'établir, nous donnons l'expérience suivante.

EXPÉRIENCE XIII.

Une portion de sang est ensemencée une première fois avec 5 anses de bacille de l'intestin; une deuxième fois, huit heures plus tard, avec trois anses. D'après l'expérience que nous avons acquise dans ce genre de recherches, si nous n'avions pas fait de second ensemencement, la répullulation n'aurait commencé avec vigueur que 18 ou 24 heures après le premier ensemencement ; or, le second ensemencement, quoique plus faible que le premier, est suivi d'une augmentation immédiate. La victoire a donc coûté cher au sang et, malgré les apparences contraires, il est sorti épuisé du conflit. Plaques doubles.

Voici cette expérience :

De suite après l'ensemencement	15274 14784	
Après 2 heures	3740 3916	
Après 4 heures	1560 1672	
Après 6 heures	120 119	
Après 8 heures	95 74	

Nouvel ensemencement de trois anses :

De suite après l'ensemencement	6348 8568	
Après 2 heures	8160 9152	
Après 4 heures	32760 Autant	Le sang est devenu très foncé.
Après 6 heures	108990 Autant	

Cette expérience nous montre d'une façon très claire que la puissance bactéricide du sang ne s'épuise pas seulement à l'abri des microbes, mais aussi par le contact avec ces derniers. Deux facteurs s'unissent, dans le sang ensemencé, pour annihiler son pouvoir : la cessation de l'influence vitale et l'action des produits sécrétés par les microbes. Le sang *in vitro* se trouve ainsi soumis à deux influences hautement défavorables.

Dans le sang en circulation, au contraire, la lutte contre les microbes se présente dans des conditions bien plus avantageuses. Contrairement à ce qui se passe dans les expériences in vitro, les microbes ne l'envahissent pas brusquement en grand nombre, mais ils s'y mêlent peu à peu, un à un dirions-nous volontiers. En outre, le sang et la lymphe se renouvellent constamment dans la région envahie. Grâce à la dilatation vasculaire et à l'augmentation de la perméabilité vasculaire, ce lavage atteint des proportions extraordinaires, et l'on peut très bien admettre que les microbes qui sont restés vivants au premier choc succombent au second ou au troisième. Enfin, par son contact avec tous les organes, le sang tend à se revivifier incessamment et à se dépouiller sans relâche, non seulement de ses propres déchets, mais aussi des produits microbiens. Il n'y a donc aucune difficulté

à admettre que l'action du sang dans le corps est bien plus énergique et qu'elle doit aboutir bien plus souvent à la destruction complète, résultat qui est l'exception dans le sang extravasé.

La remarque que nous venons de faire n'est pas une simple vue de l'esprit, car on peut imiter dans l'expérimentation, jusqu'à un certain degré, ce renouvellement incessant des humeurs dans les territoires infectés, et démontrer l'action efficace de ce renouvellement. Pour cela, il suffit d'ajouter de temps en temps au sang infecté, des portions de sang frais. L'imitation des procédés naturels, nous en convenons, est bien grossière, mais les résultats obtenus sont tellement saisissants qu'ils nous permettent de nous faire une idée de ce que doit produire le va-et-vient ininterrompu de la circulation.

Voici comment nous avons procédé. Nous divisons en deux portions une certaine quantité de sang ensemencé depuis peu de temps et dans laquelle la pullulation a commencé ou est sur le point de commencer. L'une des portions est conservée comme telle ; à l'autre nous ajoutons un volume double de sang frais. Après quelque temps, on peut diviser cette dernière à son tour en deux portions, qui sont traitées comme la première, et on peut continuer à opérer de même sur les suivantes. On obtient ainsi toute une série de portions, issues toutes d'une seule, et dans laquelle on essaye d'enrayer le développement par l'apport de sang nouveau. Des plaques faites à des intervalles variables renseignent sur la progression ou la régression microbienne. Or, en opérant de cette façon, on constate que chaque nouvelle introduction de sang est suivie d'une diminution du nombre de microbes.

En voici deux exemples.

EXPÉRIENCE XIV.

A une portion de sang de 10 cc., nous ajoutons 10 gouttes d'émulsion de bacille de l'intestin cultivé sur agar. Après 3 heures, elle est divisée en deux portions, et à la seconde B, nous ajoutons son double volume de sang. Tandis que dans la première, le chiffre de microbes monte, il descend dans la seconde sous l'influence du nouveau sang.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 8 HEURES
A. 10 cc. de sang	43200	3600	12720	51200
B. 5 cc. de A + 10 cc. de sang frais		1120	67	67

EXPÉRIENCE XV.

Expérience du même genre, mais avec trois additions de sang frais. Ensemencement très abondant pour obtenir une pullulation rapide.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 9 HEURES	APRÈS 12 HEURES
A. 10 cc. de sang	201600	27800	128160	200000	Encore davantage
B. 5 cc. de A + 10 cc. de sang frais		31200	3886	8432	82320
C. 5 cc. de B + 10 cc. de sang frais			1680	864	1092
D. 5 cc. de C + 10 cc. de sang frais				517	186

Ainsi, chaque addition de sang nouveau est suivie d'une diminution, et, après trois de ces additions, nous obtenons entre les portions B et D, quoique de même origine, l'énorme écart de 82134 individus (82320—186) par double anse de sang.

Les lecteurs qui examineront nos chiffres en détail remarqueront peut-être qu'après la dilution du sang ancien au tiers au moyen de sang frais, la plaque faite immédiatement après le mélange fournit un nombre de colonies supérieur au tiers de celui de la plaque correspondante du sang ancien. Nous attribuons ce chiffre élevé à l'agitation dont nous faisons suivre le mélange; par suite de cette agitation, beaucoup de chaînettes doivent se briser. De là le nombre initial relativement élevé.

Qu'on nous permette de faire remarquer à propos des deux dernières expériences, combien la destruction est difficile à expliquer par un changement brusque du milieu. En effet, le sang frais et le sang où le développement débute peuvent être considérés comme identiques.

Toutes ces expériences nous paraissent expliquer suffisamment pourquoi dans le sang in vitro, il y a ordinairement une répullulation consécutive à la diminution. Cette répullulation tient au vieillissement du sang d'un côté, de l'autre, à son altération par les produits microbiens. Par l'addition répétée de sang frais, on remédie à ces deux causes d'affaiblissement. On doit admettre que dans le sang et la lymphe en circulation, la lutte se présente sous des conditions bien plus avantageuses, et que là, dans beaucoup de cas du moins, l'anéantissement complet est la règle.

Indépendamment de nous, Kruse (1) et Bonaduce (2) sont arrivés à admettre l'existence de produits microbiens antagonistes de la matière bactéricide. Ils ont donné à ces substances le nom de lysines, mais leurs expériences n'ont pas résolu la question de savoir si l'addition des produits microbiens agissaient en neutralisant le pouvoir microbicide ou en apportant des aliments. Nous croyons avoir fourni la preuve que la première interprétation est la vraie; nous avons ainsi donné la démonstration d'une hypothèse simplement formulée par ces auteurs.

§ V.

QUATRIÈME OBJECTION : LE POUVOIR BACTÉRICIDE N'EST PAS UNE PROPRIÉTÉ DU SANG EN CIRCULATION.

Jusqu'à présent, il n'a été question que d'expériences faites in vitro, en dehors de l'organisme. Mais le sang en circulation jouit-il du même pouvoir? La chose a été mise en doute, mais, à notre avis, bien à tort. Une foule d'affections microbiennes guérissent sans qu'un seul microbe pénètre dans les globules blancs. Pour n'invoquer que deux exemples, nous citerons les infections produites par le staphylocoque pyogène et le streptocoque pyogène. La plupart s'arrêtent et s'éteignent sans que l'on puisse invoquer la phagocytose. Il en est de même des infections produites expérimentalement. Depuis Nuttal (3), beaucoup d'auteurs ont suivi pas à pas l'évolution des microbes injectés dans les tissus et sont arrivés à la conclusion que la plupart, si pas tous, dégénèrent sans subir l'englobement leucocytaire. Les agents infectieux meurent au sein des humeurs mêmes, et comme celles-ci constituent d'excellents milieux de culture, il faut bien admettre que, s'ils périssent, c'est par suite de la même influence qui les détruit en dehors des vaisseaux, c'est-à-dire le pouvoir bactéricide du sang.

Du reste, comme Buchner l'a déjà fait remarquer, l'extinction progressive et spontanée du pouvoir dans le sang extravasé indique qu'il doit être considéré comme lié intimement à l'état vivant du sang.

A notre avis, les auteurs qui s'obstinent à méconnaître cette propriété au sang intravasculaire élèvent des prétentions bien singulières. Le seul

(1) W. Kruse : *Bemerkungen über Infection, Immunität und Heilung*; Beitr. z. path. Anat., B. XII, 1893.

(2) S. Bonaduce : *Ueber Beziehungen des Blutserums von Thieren zur natürlichen Immunitat*; ibid.

(3) G. Nuttal : *Experimente über die bacterienfeindlichen Einflüsse des thierischen Korpers*; Zeitschr. f. Hyg., B. IV, 1888.

changement digne d'attention, qui se produit dans le sang après sa sortie des vaisseaux, est la coagulation. Or, BUCHNER a démontré que cet acte est complétement étranger à la destruction microbienne. Toutes les autres propriétés du sang, mêmes celles qui sont liées à des fonctions cellulaires, se maintiennent pour un temps plus ou moins long. C'est ainsi que le sang s'oxygène et se désoxygène, et que les globules blancs conservent leur état amiboïde pendant des jours. Bien plus, le sang défibriné conserve si bien ses propriétés physiologiques, que les physiologistes s'en servent journellement pour étudier le fonctionnement d'organes isolés du corps. Est-il raisonnable, dans ces conditions, d'admettre que le pouvoir bactéricide, pouvoir d'ordre purement chimique, n'existe pas dans les vaisseaux, mais apparait seulement après que le sang a abandonné le corps? Évidemment non. Mais laissons là ces considérations, et voyons si l'expérimentation ne peut nous fournir à ce sujet des données utiles.

Tout le monde reconnait aujourd'hui qu'il est impossible d'étudier par voie directe le pouvoir microbicide du sang en circulation. En effet, les organismes, injectés dans le sang, sont accaparés, en partie du moins, par les globules blancs et les cellules endothéliales de certains organes, et, comme il est impossible de faire la part de ceux qui sont éliminés ainsi de la circulation, on ne peut faire la part de ceux qui seraient tués directement par le sérum.

Le problème ne peut donc être abordé qu'indirectement et pour le résoudre nous allons étudié successivement :

A. Les effets sur le pouvoir bactéricide de l'injection dans les vaisseaux de cultures mortes;

B. Les oscillations du pouvoir bactéricide dans le cours de l'infection charbonneuse chez le lapin.

A. Effet sur le pouvoir bactéricide de l'injection dans les vaisseaux de cultures mortes.

Déjà NISSEN (1) avait constaté que l'injection de cultures mortes dans le sang enlevait à ce dernier son influence bactéricide.

Cette question a été reprise par un de nos élèves, A. BASTIN (2), qui, rectifiant certaines affirmations de NISSEN, put résumer comme il suit les données fournies par ses expériences :

(1) FR. NISSEN : *Zur Kenntniss der bacterienvernichtenden Eigenschaften des Blutes*; Zeitschr. f. Hyg., B. VI. 1889.

(2) A. BASTIN : *Contribution à l'étude du pouvoir bactéricide du sang*; La Cellule, t. VIII, 1892.

1° L'injection dans le sang de cultures mortes diminue ou supprime le pouvoir bactéricide du sang.

2° L'effet est très rapide et obtenu en moins de deux minutes.

3° Le pouvoir bactéricide reparaît graduellement et lentement.

4° Le pouvoir étant diminué ou aboli pour une espèce de microbes, l'est également pour d'autres espèces.

Les expériences de Bastin nous paraissent, au point de vue de l'existence du pouvoir microbicide pendant la vie, de la plus haute importance. Aussi avons nous tenu à les vérifier de nouveau et à les compléter. Les résultats que nous avons obtenus confirment absolument ceux acquis par cet auteur. Nos injections dans le sang ont été faites avec des organismes tués soit par le chloroforme, soit par un chauffage de 15 minutes à 60°, soit par un chauffage de même durée à 100°. Quelque soit le mode de destruction employé, le pouvoir bactéricide se trouve diminué ou supprimé, suivant la dose employée.

En voici quelques exemples.

EXPÉRIENGE XVI.

A un chien de 3,30 kilogr., nous pratiquons, par la carotide, une petite saignée (A), et nous injectons, par la veine jugulaire externe, quelques centimètres cubes d'une émulsion de bacille aérogène, venu sur pomme de terre. Quinze minutes après cette injection, nous prélevons une nouvelle portion de sang (B), et nous inoculons les deux portions avec du bacille commun vivant.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES
A.	11136	174	42
	12800	220	45
B.	20400	5 à 6 fois davantage	Plaques entièrement grises par suite du nombre des colonies.
	32478		

Dans cette expérience, l'injection a eu pour résultat d'abolir du coup le pouvoir bactéricide : le développement commence immédiatement.

EXPÉRIENCE XVII.

Elle comporte sur un même chien trois injections d'émulsion à 10 0/0 dans l'eau salée de bacille commun de l'intestin, tué par le chloroforme, ce dernier ayant été chassé par la chaleur.

Chien de 5100 gr.

10,25. On recueille par la carotide une première portion de sang (A).

10,35. *Injection de 1 cc. de la suspension à* 10 0/0, *tuée,* par la veine jugulaire externe.

10,45. Deuxième prise de sang par la carotide (B).

10,50. *Injection de 4 cc. de la suspension.*

11,10. Troisième prise de sang (C).

11,15. *Injection de 7 cc. de la suspension.* Pendant l'injection la respiration devient espacée, profonde, et l'animal meurt peu de temps après.

Quatrième prise de sang, dans le cœur (D).

Les quatre portions sont additionnées de bacilles communs vivants.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 1 1/2 H.	APRÈS 3 HEUR.	APRÈS 4 1/2 H.	APRÈS 6 HEUR.	LE LENDEMAIN SOIR
A.	13184	4480	1498	120	13	Très rares microbes
	12916	4684	1785	180	26	au microscope
B. 1 cc. émulsion	22400	10368	9540	11020	5872	Énormément
	10100	11880	12076	8872	5132	de petits bacilles
C. 4 cc. émulsion	13744	15520	13440	15680	22436	Idem
	13092	13872	11832	17200	20424	
D. 7 cc. émulsion	17640	16512	19712	Augm.	Innom-	Idem
	14976	16520	19200	légère	brables	

En résumé, après l'injection d'un centimètre cube, le pouvoir a été fortement diminué.

Après celle de 4 nouveaux centimètres cubes, on peut le considérer comme aboli.

Cette abolition n'exige aucunement, pour se produire, le concours des cadavres microbiens, elle se manifeste également si l'on emploie exclusivement leurs produits dissous.

EXPÉRIENCE XVIII.

Nous abandonnons à elle-même, pendant une dizaine de jours, une suspension à 10 0/0 dans l'eau chloroformée de bacilles communs de l'intestin, de culture sur pomme de terre. La couche supérieure étant devenue absolument limpide, nous l'aspirons avec précaution. Elle va constituer *la solution* dont nous allons comparer l'effet à *la suspension*, ramenée au volume primitif par l'addition d'une quantité

d'eau égale à celle enlevée et agitée au préalable, afin de lui donner une composition identique dans toutes ses parties.

L'expérience porte par conséquent sur deux chiens, et elle est faite avec des doses faibles ; malgré cette particularité, l'effet est très sensible le jour même, le lendemain il se dessine encore davantage.

Les opérations se succèdent pour les deux chiens dans l'ordre suivant :

Première prise de sang, A.

Injection de 0,25 *cc.* de l'émulsion ou de la solution. Attente de 10 minutes.

Deuxième prise de sang, B.

Injection de 0,75 *cc.* Même attente.

Troisième prise de sang, C.

Injection de 1 *cc.* Même attente.

Quatrième prise de sang, D.

Ensemencement avec du bacille commun vivant.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 5 HEURES	LE LENDEMAIN MATIN
CHIEN de 3300 gr. émulsion	A.	1161	1	Pas de microbes au microscope.
		710	5	
	B.	1780	20	Idem.
		1645	12	
	C.	1515	208	Rares chaînettes (1 à 2 p. champ micr.)
		1728	111	
	D.	293	99	Chaîn. très nombr. (50 à 100 p. ch. micr.)
		918	136	
CHIEN de 4700 gr. solution	A.	1365	18	A l'examen microscopique, mêmes résultats que ci-dessus. Pas de développement dans A et B ; développement dans C et surtout dans D.
		1065	11	
	B.	513	10	
		512	14	
	C.	1075	101	
		1065	124	
	D.	585	126	
		594	104	

Cette expérience nous prouve que les produits solubles des microbes agissent sensiblement avec la même intensité que l'émulsion complète.

Pour finir, donnons encore une expérience.

A. Bastin a établi que si le pouvoir est aboli par le bacille commun, le sang extravasé a perdu son action non seulement sur cet organisme, mais aussi sur le staphylocoque pyogène, et vice versa. Dans l'expérience suivante, nous injectons une culture sporulée de bacille du charbon sur agar, émulsionnée dans l'eau salée, et nous ensemençons le sang extrait au moyen du bacille de l'intestin. Comme on le verra, l'action bactéricide sur ce dernier organisme s'est trouvée affaiblie ou perdue, tout comme après l'injection du bacille de l'intestin lui-même, ou après celle du staphylocoque pyogène.

EXPÉRIENCE XIX.

Chien de 4 kilogrammes.

Première prise de sang, A.

Injection de la valeur d'un demi tube d'agar Attente de 10 minutes.

Deuxième prise de sang, B.

Injection de la valeur d'un tube d'agar. Attente de 10 minutes.

Troisième prise de sang, C.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 8 HEURES
A.	26750	4928	111	32	49
B. 1/2 tube agar.	28750	19000	12540	18720	320000
C. 1 tube agar.	10100	10400	23400	484000	Innombrables.

Le lendemain, A renferme de très rares microbes, B et C forment des cultures exubérantes.

Tout commentaire est superflu.

Comme nous le disions plus haut, ces dernières expériences, que nous pourrions multiplier, ont une importance capitale pour décider s'il existe un pouvoir bactéricide, et si ce pouvoir agit non seulement dans le sang extrait, mais également dans le sang en circulation.

Elles ne laissent place qu'à deux alternatives :

Ou bien la pullulation immédiate ou précoce tient à l'abolition du pouvoir microbicide ;

Ou bien elle est due à la présence dans le sang de principes extraordinairement nutritifs.

Nous avons vu plus haut, à la suite d'expériences où nous ajoutions au sang de la peptone, du glucose et de l'extrait de viande en forte proportion, pourquoi nous ne pouvons admettre cette deuxième interprétation. Mais, même en faisant abstraction de cette raison, les injections dans le sang nous fournissent un excellent argument pour la répudier.

Prenons, par exemple, l'expérience XVII. Dans le sang d'un chien de 5 kilogr. en chiffres ronds, nous introduisons 1 cc. d'émulsion et nous constatons que le chiffre de microbes tombe de 20000 à 5000 seulement, au lieu de 13 et 26, comme dans le tube témoin. Le lendemain, au lieu d'avoir un sang quasi stérile, nous y trouvons une vraie culture. Le pouvoir bactéricide a donc été atteint profondément par l'injection d'un centimètre cube. Si nous estimons la masse totale du sang à 400 cc., nous trouvons que notre émulsion représente la 1/400 partie de cette masse, ce qui correspond à 1/4000 de microbes purs. Encore faut-il tenir compte des deux faits suivants :

1° Les poisons ne restent pas dans le sang, mais ils diffusent de tous côtés, comme le démontrent les symptômes présentés presque instantanément par les chiens : diarrhée, vomissements, prostration, et comme le démontrent aussi les lésions intestinales si on sacrifie l'animal après l'injection (1). Il est donc certain qu'une bonne partie du poison, si pas la plus grande partie, a abandonné le sang

2° Après chaque injection, nous attendions 10 ou 15 minutes avant de prélever le sang. Bastin attendait encore davange, 30 minutes, plusieurs heures. Pendant ce temps, le sang avait le temps de se débarrasser, du moins en grande partie, des produits injectés.

En présence de ces deux faits, diffusion du poison dans tout l'organisme, durée écoulée entre l'injection et la prise de sang, il nous semble difficile *d'admettre que le sang soit vecteur de produits microbiens en quantité suffisante pour expliquer, par exemple, l'augmentation énorme du tube C dans l'expérience XIX.*

Tout au plus pourrait-on prétendre que l'injection a eu pour conséquence de soutirer à différents tissus des principes qui rendent le sang immédiatement fertile, mais ce serait oublier que l'addition à petite dose de culture morte au sang extravasé a le même effet que l'introduction intravasculaire (voir l'expérience XII).

---

(1) J. Denys et Ch. Van den Bergh : *Sur le mécanisme des symptômes gastro-intestinaux dans le choléra nostras;* Bullet. de l'Acad. de méd. de Belgique, 1893.

Concluons : *l'effet des injections intravasculaires établit l'existence du pouvoir bactéricide dans le corps même. Si ce pouvoir n'appartenait pas au sang vivant, comment pourrait-il être aboli pendant la vie?*

B. Les oscillations du pouvoir bactéricide dans le cours de l'infection charbonneuse chez le lapin.

Si le sang en circulation possède réellement une action destructive sur les microbes, ces derniers ne peuvent y pulluler aussi longtemps que ce pouvoir est conservé : un envahissement du sang par des organismes est incompatible avec la doctrine que nous défendons. Voyons si en réalité, les faits s'accordent avec elle ; comme objet d'étude, nous ne pouvons pas choisir mieux que le charbon.

Il est actuellement bien établi que le charbon est d'abord une maladie locale, caractérisée par un développement microbien circonscrit à l'endroit d'inoculation et qui détermine à ce niveau une hyperémie et une exsudation de lymphe (1). Après quelque temps, les bacilles commencent à pulluler dans le sang, ils s'y multiplient rapidement et déterminent la mort. Si la doctrine bactéricide n'est pas une simple conception de l'esprit, le sang, au moment de l'envahissement, doit se trouver dépouillé du pouvoir destructeur qu'il exerce sur le bacille du charbon.

Lubarsch, et avant lui Flügge, avaient fait des constatations conformes à ces prémisses. Ils avaient trouvé qu'au moment où se produit l'envahissement du sang, ce dernier n'exerce plus d'action nuisible sur les microbes. Mais ces résultats ont été contestés par von Székely et Szana (2), qui ont constaté que le sang des lapins infectés de charbon, tout en manifestant in vitro des propriétés bactéricides énergiques, renfermait à l'intérieur des vaisseaux des bacilles vivants. En présence de cette contradiction entre les résultats des expérimentateurs, il était nécessaire de reprendre les recherches.

Pour étudier le pouvoir bactéricide du sang, au moment où l'envahissement se produit, il est nécessaire de surprendre exactement ce moment. On y parvient en faisant de nombreuses préparations avec le sang des animaux inoculés; on peut aussi se guider sur l'état général. Mais il faut avoir acquis par l'expérience une certaine habitude, si non les légers symptômes pathologiques concomitants du début de l'envahissement passent inaperçus.

(1) G. Frank et O. Lubarsch : *Zur Pathogenese des Milzbrandes bei Meerschweinchen und Kaninchen*; Zeitsch. f. Hyg., t. XI. 1891.

(2) von Székely et Szana, op. cit.

Voici deux expériences sur des lapins se trouvant au début de l'invasion. Les bacilles étaient très rares dans le sang, il fallait parcourir soigneusement toute une préparation pour en trouver deux ou trois. Les deux lapins furent sacrifiés immédiatement après cette constatation, le sang fut recueilli à la carotide, défibriné et employé pour les plaques sans aucune addition nouvelle de microbes. Sauf indication contraire, nous nous sommes servis, dans toutes nos expériences avec le charbon, d'un mélange d'agar et de gélatine dans les proportions indiquées au début de notre travail.

EXPÉRIENCE XX.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 1 1/4 HEURE	APRÈS 2 1/2 HEURES	APRÈS 3 1/2 HEURES
Lapin 1	180	936	2592	17280

EXPÉRIENCE XXI.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES
Lapin 2	Le nombre n'a pu être fixé exactement, mais il est sûrement de beaucoup inférieur au suivant	245	1875	
Au microscope	Organismes très rares, libres ou réunis deux à deux	Augmentation. Des filaments apparaissent	Augmentation. Les filaments sont nombreux	Forte augmentation des filaments.

Dans les deux cas, on constate une augmentation immédiate et rapide, contrôlée par l'examen microscopique dans la seconde expérience.

Nous avons également fait quelques expériences du même genre quand les bacilles étaient déjà très nombreux. Les résultats furent les mêmes : pas de diminution, mais multiplication ininterrompue. Nous devons pourtant reconnaître qu'à nos yeux ces expériences n'ont pas grande valeur, le nombre

initial étant tellement élevé que, d'après nos recherches sur le bacille intestinal, l'augmentation pouvait être le résultat non pas d'une abolition du pouvoir bactéricide antérieure à l'envahissement, mais simplement la conséquence du grand nombre d'organismes en présence.

Voici néanmoins une de ces expériences.

EXPÉRIENCE XXII.

Le microscope révèle dans le sang beaucoup de bacilles. Le sang recueilli est divisé en deux portions.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 4 1/2 HEURES
Lapin 3	22200	3 à 4 fois davantage.	Plaques presque homogènes par suite de l'abondance des colonies.
	33792	Idem.	Idem.

Nous pouvons conclure que le sang, au moment où il commence à être envahi par le bacille du charbon, a perdu son pouvoir bactéricide. C'est la confirmation de l'existence de ce pouvoir pendant la vie.

Chez les lapins, au moment de l'envahissement du sang, le pouvoir bactéricide est non seulement supprimé pour le bacille du charbon, mais il l'est également pour le bacille de l'intestin, et sans doute pour beaucoup d'organismes, si pas pour tous. A une portion de sang des lapins des expériences XX et XXI, nous ajoutons du bacille commun, et malgré la concurrence du bacille charbonneux, nous obtenons les chiffres suivants :

EXPÉRIENCE XXIII.

Bacille de l'intestin dans le sang de lapins charbonneux tout au début de l'invasion du sang.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 1 1/2 HEURE	APRÈS 2 1/2 HEURES	APRÈS 3 1/2 HEURES
Lapin 1	11700	11136	38640	174000
Lapin 2	1050		8740	22100

D'un autre côté, la doctrine exige que le sang conserve son pouvoir aussi longtemps que la maladie reste localisée, ou au moins pendant la première partie de cette période. Nous faisons cette restriction à dessein, car on conçoit que cette propriété soit perdue ou tout au moins fortement affaiblie pendant le stade qui précède immédiatement l'envahissement.

Pour vérifier l'exactitude de cette supposition, nous avons opéré de la façon suivante. Nous injectons le soir à plusieurs lapins, dans le tissu cellulaire lâche de la base de l'oreille, deux ou trois divisions d'une émulsion de bacilles charbonneux dans l'eau. Le lendemain matin, la base de l'oreille est chaude, œdématiée, et dans l'œdème on constate la présence d'un nombre plus ou moins considérable de bacilles. Nous saignons un ou deux de ces lapins, et nous saignons en même temps un lapin normal. Nous avons ainsi plusieurs échantillons de sang, que nous répartissons par portions de 2 cc. dans des tubes stérilisés, de façon à avoir 5 portions de chaque espèce de sang. Nous procédons ensuite à l'ensemencement de chacune d'elles. Cette opération a ceci de particulier que nous empruntons la semence non pas à une culture, mais à l'œdème même. Pour cela, nous désinfectons extérieurement l'oreille, nous pratiquons une large incision dans le tissu œdématié, et nous ajoutons une anse de lymphe à toutes les portions, aussi bien à celles du lapin normal qu'à celles du lapin charbonneux. En procédant ainsi, nous avons pour objectif d'imiter aussi fidèlement que possible le processus de l'infection naturelle du sang par le bacille; en effet, dans la maladie charbonneuse cette infection a pour agents des organismes originaires du foyer primitif. Enfin, pour la confection des plaques, chaque portion de 2 cc. est ajoutée en totalité au moment opportun à l'agar, après qu'on en a prélevé une anse pour la confection d'une préparation microscopique.

Les résultats que nous avons obtenus nous ont beaucoup étonnés. Non seulement ils démontrent que chez le lapin atteint d'affection locale charbonneuse, le pouvoir bactéricide est conservé, mais ils prouvent qu'il est généralement exalté, du moins pendant la première période de l'infection locale.

Voici plusieurs de nos expériences. Elles révèlent toutes les trois chez les animaux infectés un accroissement du pouvoir bactéricide. Le lapin normal est indiqué par la lettre N, le lapin charbonneux par la lettre C.

EXPÉRIENCE XXIV.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES	LE LENDEMAIN MATIN
Lapin N	3690	1150	1186	1176	La cinquième portion conservée jusqu'au lendemain forme une culture serrée.
Lapin C	3234	880	570	30	Le lendemain, culture moins serrée que la précédente.

EXPÉRIENCE XXV.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 12 HEURES
Lapin N	1920	12	6	8	132000
Lapin C	1600	13	17	15	33000

EXPÉRIENCE XXVI.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 8 HEURES
Lapin N	13300	9700	6400	Forte augmentation	Encore davantage.
Lapin C	36100	0	0	Impuretés	
Lapin C	12000	0	0	0	0

Le fait de l'accroissement du pouvoir bactéricide nous paraît très important. Il indique, chez des animaux voués presque fatalement à la mort, une réaction sérieuse de la part de l'organisme.

Nous devons pourtant convenir que cet accroissement nous a fait défaut trois fois.

En voici un exemple.

EXPÉRIENCE XXVII.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 8 HEURES
Lapin N	10500	13	43	5000	33000
Lapin C	6050	93	720	11330	88000

Comment concilier cette expérience avec les précédentes? Nous croyons qu'il faut expliquer la différence de résultat par l'époque à laquelle l'animal charbonneux a été tué. Au lieu d'être sacrifié le matin, il fut mis à mort l'après-midi, or beaucoup de nos lapins témoins succombaient la deuxième nuit consécutive à l'inoculation. Il n'est donc pas téméraire d'admettre que sa force de résistance commençait à faiblir et qu'il commençait à avoir le dessous dans la lutte qu'il engageait contre le bacille.

Il nous est plus difficille de nous rendre compte de l'absence de réaction chez nos deux autres lapins où l'accroissement du pouvoir fit défaut. Chez tous les deux la réaction locale était extrêmement faible. L'insuffisance de cette dernière était-elle liée à un manque de réaction générale. La chose est difficile à décider. Peut-être aussi, trouve-t-on des lapins qui ne présentent pas de renforcement de leur pouvoir, ou chez lesquels ce renforcement est très éphémère. Cette supposition n'est pas du tout hasardeuse, étant donné que le lapin succombe presque fatalement au charbon, bien entendu si ce dernier possède une virulence suffisante.

Pendant que l'infection charbonneuse est encore localisée, le pouvoir vis-à-vis du coli-bacille est conservé. Nous ignorons s'il est augmenté comme chez le chien ; c'est probable, malheureusement les deux expériences dont nous disposons sont de celles dans lesquelles l'augmentation du pouvoir bactéricide n'était pas accru vis-à-vis du bacille du charbon ; dans l'un des cas, il était même manifestement diminué.

EXPÉRIENCE XXVIII.

Addition de bacille de l'intestin, venant de sang de chien, à du sang de deux lapins normaux et de deux lapins à infection encore locale.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES
Première série	Lapin N	6400	770	13580
	Lapin C	7390	1040	2046
Deuxième série	Lapin N	6600	210	840
	Lapin C	8600	2376	Augm. manifeste au microsc.

Ainsi, chez le lapin, le pouvoir bactéricide pour le bacille de l'intestin est aboli, quand l'envahissement du sang par le bacille du charbon commence. Il est conservé, si pas renforcé, quand l'infection est encore locale.

En résumé, nos expériences concordent avec celles de Flügge et de Lubarsch; elles établissent que le pouvoir est aboli quand l'invasion du sang commence. Les conclusions contradictoires de von Székely et Szana nous semblent dépasser la portée de leurs recherches. En effet, ces auteurs prennent le sang non pas quand le microscope annonce le début de l'invasion, mais à une époque antérieure, quand l'infection est encore locale. Pour constater la présence des organismes, ils sont obligés d'ensemencer des quantités relativement considérables de sang, c'est-à-dire plusieurs gouttes. La doctrine du pouvoir bactéricide n'exclut pas la présence dans le sang de rares bacilles vivants, elle est seulement incompatible avec leur multiplication. A cause des communications qui existent entre la circulation lymphatique et la circulation sanguine, les bacilles charbonneux doivent commencer à pénétrer dans le sang peu de temps après l'inoculation et, à partir de cet instant, ils doivent s'y déverser d'une façon non interrompue. En inoculant de grandes quantités de sang, on doit donc obtenir des colonies. Mais ces premiers bacilles ne parviennent pas à y pulluler. Les expériences de ces deux auteurs nous paraissent plutôt favorables à la doctrine que nous défendons, puisqu'elles nous apprennent que les bacilles pénètrent dans le sang, alors que l'affection est encore toute locale, sans arriver à déterminer l'infection générale. N'oublions pas non plus, que l'action du sang n'est pas instantanée, mais qu'il lui faut un certain temps, une heure, deux heures et même davantage, pour détruire les organismes. Ceux-ci peuvent donc conserver leur vitalité dans le sang pendant un certain temps, sans qu'il soit nécessaire d'interpréter leur présence par l'absence de pouvoir bactéricide.

§ VI.

CINQUIÈME OBJECTION : IL N'Y A PAS DE CORRÉLATION ENTRE LE POUVOIR BACTÉRICIDE ET L'IMMUNITÉ.

L'accroissement du pouvoir bactéricide chez le lapin inoculé du charbon nous montre que ce pouvoir est sujet à variation et qu'on s'expose à des erreurs si, pour juger son intensité, on étudie uniquement l'animal sain. C'est pourtant ce que l'on a fait dans le parallèle que l'on a établi entre le lapin, espèce sensible au charbon, et le chien, espèce réfractaire. D'après nous, c'est partir d'un principe complétement faux, et l'immunité du chien peut très bien s'expliquer par le pouvoir bactéricide, si cet animal est capable au moment opportun de déployer un effort plus considérable que le lapin.

Voyons si, chez le chien, le pouvoir microbicide augmente sous l'influence d'une inoculation. Dans chaque expérience, nous prenons pour point de comparaison un chien normal.

EXPÉRIENCE XXIX.

23 *mars*. Inoculation de 1 cc. d'émulsion de bac. charbonneux dans l'oreille. T.R. 38°9.

24 » *Matin* : Oreille gonflée, abattement. T.R. 39°6.
Soir : T.R. 39°9.

25 » *Matin* : T.R. 41°.
Soir : 39°2. Oreille toujours gonflée.

26 » *Matin* : 38°7. Oreille toujours dans le même état, mais phénomènes généraux disparus. Dans le sang et dans la lymphe de l'oreille beaucoup de globules blancs, mais pas de bacilles.
A midi, nous recueillons par la veine jugulaire externe 20 cc. de sang, que nous ensemençons avec *une culture de bacille charbonneux dans le sang de chien*. Nous faisons le même ensemencement dans du sang frais de chien normal. Chaque chien nous fournit deux tubes, A et B, dans lesquels nous prélevons chaque fois deux anses pour une plaque.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES
Chien N	A	2520	2700	9800	120000
	B	2600	8800	26400	129600
Chien C	A	2640	840	1980	9700
	B	5520	4600	7560	32400

Ici encore l'avantage revient à l'animal infecté ; il est même uniquement de son côté, le chien normal donnant lieu à un développement immédiat. Nous reviendrons sur ce dernier fait plus loin.

Vu l'importance du sujet, nous nous permettons de reproduire encore l'expérience suivante, dans laquelle nous ajoutons le bacille charbonneux (culture de sang de chien) à trois sangs différents, et à trois concentrations différentes.

EXPÉRIENCE XXX.

Chien N : normal.

Chien C[1]. Inoculé la veille avec 1 cc. d'émulsion. Oreille gonflée. Un peu d'abattement. T.R. 40°3.

Chien C[2]. Inoculé en même temps que le précédent et avec la même dose. Oreille gonflée, pas d'apparence d'intoxication. T.R. 40°6.

Chaque chien fournit trois portions de 8 cc., lesquelles sont ensemencées respectivement avec 7 anses, 15 anses et 0,2 cc. de culture charbonneuse dans du sang de chien. On prélève deux anses pour une plaque.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 1/2 HEURES	APRÈS 4 1/2 HEURES	APRÈS 6 1/2 HEURES
Chien N	A. 7 anses	1500	1430	500	7360
	B. 15 anses	2100	2250	6000	79200
	C. 0,2 cc.	10795	6600	10170	86000
Chien C[1]	D. 7 anses	1360	540	30	76
	E. 15 anses	3000	1500	1400	1500
	F. 0,2 cc.	9260	5130	4200	15470
Chien C[2]	G. 7 anses	1200	6	2	9
	H. 15 anses	2800	140	13	80
	I. 0,2 cc.	9720	1100	700	4300

Tout commentaire sur l'augmentation du pouvoir chez les chiens infectés serait inutile.

Remarquons encore que cette expérience concorde absolument avec nos ensemencements de bacille de l'intestin de chien à chien. Comme nous l'avons vu, la diminution consécutive à ce transport ne peut être attribuée au changement de milieu ; il en est de même pour le bacille du charbon dans nos deux dernières expériences. Enfin, ces expériences montrent aussi que la proportionnalité admise par les adversaires du pouvoir bactéricide n'existe pas. Il suffit de comparer à ce sujet la marche du développement microbien dans les tubes *D* et *F*, et les tubes *G* et *I*.

Dans le cas où le pouvoir bactéricide du chien est augmenté vis-à-vis du bacille du charbon, l'est-il aussi pour d'autres organismes, tels que le bacille de l'intestin? L'expérience suivante répond par l'affirmative.

EXPÉRIENCE XXXI.

23 *mars.* Inoc. à l'oreille de 1.5 cc. d'émulsion. T.R. 39°.

24 *mars, matin.* Oreille gonflée, abattement, T.R. 40°6.

A midi. Saignée de 20 cc. par la jugulaire externe. En même temps une saignée de même importance chez un chien normal. Les deux sangs sont divisés en deux portions : à l'une nous inoculons du bacille charbonneux, à l'autre du bacille commun, les deux organismes proviennent de *cultures dans le sang de chien.* Deux anses pour une plaque.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 HEURES	APRÈS 4 HEURES	APRÈS 6 HEURES
Bac. charb.	Chien N	1624	4620	11160	101200
	Chien C	3696	1495	1265	6630
Bac. de l'int.	Chien N	28720	850	295	145 Le lendemain culture au microsc.
	Chien C	23184	46	18	11 Le surlendemain pas de microbes au microscope.

La différence est de nouveau saisissante, et elle est toute à l'avantage du chien charbonneux. Remarquons encore une fois que le sang du chien normal s'est trouvé complétement impuissant vis-à-vis du bacille du charbon.

Pour terminer, mentionnons une dernière expérience. Elle est faite sur le même plan que les précédentes, mais la numération porte uniquement sur le bacille de l'intestin (culture dans le sang de chien) ajouté à dose variable à des portions de 7 cc.

EXPÉRIENCE XXXII.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 6 HEURES
Chien N	1 anse	10040	3
	3 anses	25380	135
	1 goutte	83600	125400
Chien C	1 anse	7400	1
	3 anses	15400	0
	1 goutte	148000	5

Quelles conclusions pouvons nous tirer de nos expériences sur les animaux charbonneux? Indiquons-les brièvement.

Chez le chien, un effet constant de l'infection est une augmentation du pouvoir bactéricide du sang, non pas seulement pour le bacille charbonneux, mais aussi pour le bacille de l'intestin. Cette augmentation n'est pas liée au stade fébrile, mais lui survit. (Voir expér. XXIX).

Chez le lapin, au début de l'infection, on constate généralement la même augmentation. Dans les cas où elle nous a fait défaut, on peut admettre qu'elle était de trop courte durée. Après quelque temps, elle disparaît et, quand les bacilles commencent à pulluler dans le sang, le pouvoir se trouve aboli. C'est sans doute cette abolition qui permet la généralisation.

Du même coup se trouve expliquée cette grosse difficulté, qui a arrêté tant d'observateurs : pourquoi le chien, qui est un animal très résistant au charbon, a-t-il un pouvoir bactéricide tout au plus égal, si pas inférieur, au lapin, qui est d'une sensibilité extrême à ce virus? Pourquoi ne succombe-t-il pas avec la même facilité?

L'explication, la voici :

Pour juger de la puissance bactéricide du sang d'une espèce quelconque, il ne faut pas seulement l'éprouver chez l'animal en pleine santé, mais il est nécessaire de tenir compte de cette puissance pendant l'infection. Peut-on juger de l'issue d'une bataille par le nombre de forces en présence au début de l'action? Combien de fois n'a-t-on pas vu la fortune se retourner par suite de l'apparition de renforts au moment opportun? Aussi, pour évaluer la résistance d'un organisme, sa *Schlagfertigkeit*, pour nous servir d'une expression allemande, faut-il compter avec la réserve de force dont il dispose. C'est ce qu'on a négligé de faire, et c'est ce qui a conduit à cette conception érronée de l'égalité du lapin et du chien devant le bacille du charbon. *Nous comparerions volontiers le lapin à un soldat dont les munitions sont épuisées avant la fin du combat, et le chien à un soldat qui dispose de moyens suffisants pour triompher du dernier de ses ennemis.*

§ VII.

CRITIQUE DU TRAVAIL DE JETTER SUR LE POUVOIR BACTÉRICIDE.

Dans notre exposé historique, nous avons déjà signalé un travail de JETTER, dirigé contre l'existence du pouvoir bactéricide. Ce travail, tout récent et appuyé sur de nombreuses expériences, mérite d'être examiné en détail.

L'organisme employé par l'auteur est le bacille du charbon. Après avoir recherché s'il existe des rapports entre la réceptivité des diverses espèces animales et la puissance bactéricide du sang, Jetter fut amené à conclure contre l'existence de ce pouvoir et cela pour les trois motifs suivants :

1° Il n'existe pas de corrélation entre l'immunité et le pouvoir microbicide, car le sang de chien, par exemple, a beaucoup moins d'action sur le bacille charbonneux que celui du lapin.

Nous venons de voir que l'on ne peut tirer aucune conclusion de la comparaison du sang d'*animaux sains*. Aussi considérons-nous cette objection comme écartée. Nous n'y reviendrons plus.

2° Le nombre de bacilles tués est proportionnel au nombre ensemencé.

Si l'on parcourt attentivement les expériences de Jetter, on doit convenir qu'elles légitiment cette conclusion ; mais peut-il s'en servir pour combattre l'existence du pouvoir bactéricide ? D'après nous, aucunement. Et avant de nous expliquer, remarquons bien ceci. Jetter emprunte sa semence à l'agar. Nous ne nions pas que le changement brusque de milieu puisse être dans certaines conditions et pour certains microbes une cause de mortalité puissante. Bien au contraire, nous inclinons à croire que le bacille du charbon ne se laisse pas toujours transplanter sans perte, et nous voulons bien admettre avec Jetter que, dans ses expériences, un grand nombre de bacilles soient morts sans intervention active du sang. Le grand nombre de ceux, qui ont succombé de cette façon, a peut-être masqué l'action du pouvoir bactéricide proprement dit, mais cette sorte de destruction n'infirme en rien l'existence du pouvoir bactéricide. Tout au plus, nous indique-t-elle les règles que nous devons suivre pour obtenir des résultats concluants. Désormais, pour étudier le pouvoir bactéricide, il ne suffira plus d'emprunter les organismes à tel ou à tel milieu, mais il faudra les prélever dans un milieu de même composition, c'est-à-dire dans une culture de sang. Avant d'arguer contre le pouvoir bactéricide, Jetter aurait dû démontrer qu'en transportant le bacille de sang à sang, la diminution s'évanouissait. Alors, mais alors seulement, sa conclusion eût été légitime.

3° Quand on transporte les bacilles de l'agar dans certains milieux nutritifs, dans le bouillon par exemple, on observe également une diminution préalable, diminution qui est souvent aussi forte, quelquefois même plus forte que dans le sérum. Or, il ne viendra à l'idée de personne de revendiquer pour le bouillon un pouvoir bactéricide.

Cette assertion ne cadre pas avec les résultats obtenus par plusieurs auteurs; entre autres par BUCHNER, qui démontra, contre METCHNIKOFF, que le bacille du charbon transporté brusquement de milieux dilués dans des milieux très concentrés, ne subit pas de diminution. Néanmoins, nous avons voulu contrôler les expériences de JETTER en nous servant de son bouillon; nous y avons importé de la semence venant tantôt de culture sur agar, tantôt de culture dans le sang, et nous avons toujours observé une pullulation immédiate. Nous avons obtenu le même résultat avec des bouillons pauvres en éléments nutritifs et par conséquent de valeur inférieure. Nous en verrons de suite des exemples.

4° JETTER attribue une part importante dans la destruction microbienne aux sels du sang, et il est amené à conclure que l'eau salée à la concentration de 0,75 o/o tue le bacille charbonneux.

Assertion singulière en présence des expériences si décisives de BUCHNER. Le professeur de Munich, recherchant le corps qui donne au sang son pouvoir destructif, s'est demandé si ce pouvoir ne réside pas dans les sels. Pour résoudre le problème, il a soumis le sérum à la dialyse, et il a constaté la disparition du pouvoir bactéricide, mais il fait la judicieuse réflexion, que cette propriété a peut-être disparu, non pas parce qu'elle siège dans les sels, mais parce que ces derniers sont tout simplement un élément sans lequel le principe véritable ne peut opérer. La suite de ses expériences lui donna raison, car il put augmenter la concentration saline sans détruire le pouvoir bactéricide. Nous partageons entièrement la façon de voir de BUCHNER; dans la chimie physiologique, nous rencontrons à chaque pas l'intervention des sels comme agents adjuvants, ainsi dans la digestion de la fibrine par le chloroforme, l'éther, l'alcool ou l'acide phénique (1).

Nous avons refait les expériences de JETTER. Certaines sont exactes, mais d'autres nous ont donné des résultats tout différents des siens.

Nous devons reconnaître avec cet auteur que le bacille charbonneux mis dans l'eau pure, l'eau salée physiologique, ou l'eau tenant dissous, en proportion normale, les sels du sang obtenus par calcination, succombe rapidement. En voici un exemple :

---

(1) J. DENYS et H. DE MARBAIX : Op. cit.

EXPÉRIENCE XXXIII.

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	APRÈS 6 HEURES	APRÈS 9 HEURES
Eau pure	1278	1	0	0
Eau salée physiol.	5276	0	0	0
Eau + sels du sang	160	1	1	0

La mort doit être attribuée au manque d'aliments, uni à l'action osmotique de l'eau. Ce qui le prouve bien, c'est qu'il n'y a pas de pullulation ultérieure, les tubes restent stériles. Dans le tube renfermant la solution des sels sanguins, l'alcalinité forte, due aux sels calcinés, contribue peut-être aussi à la destruction. Mais, ce qui prouve bien, que c'est la disette qui est la cause de l'anéantissement, c'est que si l'on ajoute des aliments, même en petite quantité, nous obtenons non pas une pullulation tardive, mais un développement immédiat et rapide.

EXPÉRIENCE XXXIV.

Elle comprend 6 tubes. Les 3 premiers contiennent de l'eau pure, les trois derniers de l'eau salée à 0,75 o/o. Les tubes B et E renferment 1 o/oo de peptone, 0,5 o/oo de glucose et d'extrait de viande, les tubes C et F, deux fois et demi autant de ces substances.

		DE SUITE APRÈS	APRÈS 2 H.	APRÈS 4 H.	APRÈS 6 H.	LE LENDEMAIN
Tubes	A. Eau pure	40	31	38	3	Pas de bâtonnets visibles
	B. Eau pure + 0,1 o/o de pept.	25	126	103	620	Beauc. de bac. charb.
	C. Eau pure + 0,25 o/o de pept.	47	136	85	212	Idem
Tubes	D. Eau salée	40	150	11	15	Pas de bâtonnets visibles
	E. Eau salée + 0,1 o/o de pept.	49	200	900	750	Beauc. de bac. charb.
	F. Eau salée + 0,25 o/o de pept.	94	190	265	800	Idem

Cette expérience montre, contrairement aux affirmations de Jetter, *que l'eau salée physiologique ne détruit pas le bacille charbonneux, bien entendu si ce dernier trouve à sa disposition des aliments en quantité suffisante. Il n'est aucunement nécessaire que ceux-ci soient abondants :* 0,1 o/o *de peptone*, 0,05 o/o *de glucose et d'extrait de viande suffisent.*

Comment se fait-il que Jetter soit arrivé à de tout autres résultats? Bien plus, comment se fait-il qu'il se mette si profondément en contradiction avec lui-même, comme il le reconnaît du reste? Ainsi, ensemençant le bacille du charbon dans l'eau salée, il obtient tantôt un anéantissement complet et rapide, tantôt une destruction lente, tantôt une pullulation. Faut-il admettre avec lui, que les cultures servant à l'ensemencement ne sont pas comparables, même quand on prend les précautions les plus minutieuses pour les obtenir dans des conditions identiques? Nous ne le pensons pas, et nous allons essayer d'expliquer autrement les divergences auxquelles il a abouti.

Au début de nos expériences, ayant ensemencé deux portions de sang de chien avec une culture récente et une culture sporulée de charbon, nous fûmes fort étonnés de ne voir sur les premières plaques que de très rares colonies, puis d'en obtenir tout d'un coup sur la suivante une quantité innombrable. Le microscope pourtant nous avait révélé que le développement avait commencé de suite, et il nous avait fourni ce renseignement avec une netteté ne laissant place à aucun doute. Nous nous sommes demandé, si l'agar que nous employions (gélose 1,2 o/o, peptone 1 o/o, glucose 0,5 o/o, extr. de viande 0,5 o/o, réaction légèrement alcaline) était un milieu suffisamment bien composé pour permettre au bacille du charbon de se développer d'une façon sûre et dans toutes les circonstances.

Pour trancher la question, nous avons modifié cette gélose dans sa composition, par l'adjonction soit de carbonate de sodium, soit de nouvelle quantité de peptone, soit de gélatine-peptone ordinaire sucrée. Avant de verser la gélose sur la plaque, nous y ajoutons une anse d'émulsion bacillaire, et le milieu étant solidifié, nous y traçons suivant sa longueur une ligne au moyen d'une seconde anse. Voici les résultats que nous avons obtenus.

EXPÉRIENCE XXXV.

	NOMBRE DE COLONIES PROVENANT DE LA 1re ANSE	ÉTAT DE LA STRIE PRODUITE PAR LA 2me ANSE
Gélose ordinaire	0	Un certain nombre de colonies dans la strie.
Gélose + 0,5 cc. carb. de sod. à 10 0/0	0	0
Gélose + 1 cc. carb. de sod.	0	0
Gélose ord. à 2 0/0 de peptone	0	Un certain nombre de colonies dans la strie.
Gélose à 3 0/0 de peptone	0	Id.
Gélose + 1/10 de gélatine	0	Id.
Gélose + 1/5 de gélatine	0	Id.
Gélose + 2/5 de gélatine	12320	

Cette expérience est très instructive. Elle nous apprend :

1° Qu'une gélose de composition ordinaire ne laisse pas venir sûrement le bacille du charbon, du moins en plaque.

2° Que cette impuissance ne tient ni à l'alcalinité trop faible, ni au manque de peptone.

3° Que l'addition d'une certaine proportion de gélatine transforme ce milieu en terrain excellent, puisqu'il a laissé venir 12320 colonies.

Le rôle éminemment fertilisant de la gélatine étant établi, il s'agissait de fixer la proportion la plus favorable. Dans ce but, nous avons fait l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE XXXVI.

Gélatine = gélatine 10 0/0, peptone 1 0/0, glucose et extrait de viande 0,5 0/0. Réaction légèrement alcal. Gélose = mêmes proportions de peptone, glucose et extrait.

	NOMBRE DES COLONIES
Agar 10 cc.	0
Agar 10 cc. + gélatine 2 cc.	0
Agar 10 cc. + gélatine 4 cc.	4600
Agar 10 cc. + gélatine 6 cc	Autant
Agar 10 cc. + gélatine 8 cc.	Id.
Agar 10 cc. + gélatine 10 cc.	Id.

Cette expérience nous apprend qu'un mélange d'agar-peptone et de gélatine-peptone dans la proportion de 10 à 4 laisse pousser autant de colonies que le mélange à parties égales.

Ce point étant acquis, nous avons adopté, comme nous avons dit plus haut, le mélange : Agar 10, gélatine 5, et par le contrôle microscopique, nous nous sommes assurés que les plaques reflétaient fidèlement l'état de développement des bacilles.

Revenons à présent aux expériences de Jetter. Cet auteur s'est-il assuré que son agar permettait à tous les bacilles de se développer? Il ne semble pas, et c'est cette omission qui est peut-être la cause des divergences qu'il a obtenues. *Il a posé comme axiome, que tous les bacilles vivants devaient se développer. Cet axiome est vrai pour le bacille de l'intestin, dont les exigences sont minimes, mais il ne l'est plus pour le bacille du charbon, qui est un organisme beaucoup plus délicat.*

Mais, nous dira-t-on, la gélose de Jetter a fourni des plaques couvertes de colonies, la gélatine n'est donc pas nécessaire. Nous en convenons, nous-mêmes nous avons eu plusieurs fois une floraison de colonies sur de la gélose sans gélatine, mais les résultats sont inconstants. Le nombre de colonies est inférieur au nombre réel, ou bien elles ne se développent pas du tout. Nous ne pourrions dire à quoi tiennent ces différences. La gélatine a précisément pour but de remédier à cette incertitude et de fournir des éléments comparables.

L'expérience suivante prouve qu'un même sang peut, avec deux géloses de source différente, donner des résultats tout différents.

EXPÉRIENCE XXXVII.

Le sang d'un lapin qui commence à être envahi par le bacille du charbon sert à faire des plaques avec deux sortes d'agar, de fabrication en apparence identique, mais dont l'un est un peu plus brun que l'autre. Nous obtenons les chiffres suivants :

	DE SUITE APRÈS	APRÈS 3 HEURES	
Agar pâle	6120	648	c'est-à-dire une diminution.
Agar brun	10080	43040	c'est-à-dire une augmentation.

Comme on le voit, les résultats sont diamétralement opposés : augmentation d'un côté, diminution de l'autre.

Ces expériences montrent d'une façon très instructive combien on doit être prudent, et combien il est avantageux de contrôler l'un procédé par l'autre.

§ VIII.

THÉORIE GÉNÉRALE DE L'INFECTION ET DE LA RÉSISTANCE.

Les remarques que nous avons faites dans le cours de notre mémoire nous dispensent d'être longs.

On doit admettre que le pouvoir bactéricide des humeurs (sang, sérum, lymphe) joue un rôle considérable dans la défense de l'organisme contre les microbes. Ces liquides constituent de vraies solutions antiseptiques. *A ce point de vue, nos travaux confirment complétement la manière de voir de* Nuttal, Buchner, Emmerich *et de beaucoup d'autres, mais ils y ajoutent deux notions nouvelles :*

1° *L'action antagoniste entre la substance bactéricide et le poison microbien.* Si la première peut tuer le microbe, ce dernier n'est pas absolument réduit à l'impuissance. Il est à même de neutraliser le pouvoir bactéricide par des produits de sa fabrication. C'est ce qui lui permet de s'établir dans un département circonscrit, d'y pulluler, et, s'il parvient à désarmer complétement le sang, de se généraliser. Ce fait est de nature à donner une réponse entièrement satisfaisante à une objection de Metchnikoff. Behring et Nissen, ayant démontré que le vibrion avicide se développe mal ou ne se développe même pas du tout dans le sérum des cobayes vaccinés, déduisent de ce fait que l'immunité résulte d'une augmentation du pouvoir bactéricide. L'éminent chef de service de l'institut Pasteur reprit ces expériences et fut obligé de reconnaître leur justesse, mais il n'en admit pas la conclusion, parce que les vibrions injectés dans les tissus d'un animal vacciné s'y conservent vivants pendant plusieurs jours. Comment peut-on concilier ce fait, se demande-t-il, avec celui de la destruction rapide par le sang? L'explication nous parait bien simple. La substance bactéricide n'est pas à même de déployer sa puissance avec autant d'avantage dans les tissus que dans le sang, surtout dans des tissus où l'inoculation a certainement déposé une certaine quantité de poison, c'est-à-dire de substance destructrice du pouvoir bactéricide. En outre, on peut admettre que les vibrions qui se sont développés dans les cultures de Metchnikoff étaient protégés plus ou moins efficacement contre la lymphe bactéricide, par ce fait qu'ils étaient enveloppés de globules blancs, ou emprisonnés dans de la fibrine ou dans un caillot de sang, ou enfin protégés d'une façon quelconque. A notre avis, on ne peut exiger que l'élément

bactéricide détruise les microbes aussi rapidement dans les tissus que dans le sang, et cette distinction suffit pour infirmer les conclusions de METCHNIKOFF.

2° *La réaction de l'organisme pendant l'infection, même quand celle-ci est fatalement mortelle.* On sait déjà par les travaux de ROGER, de CHARRIN, de BEHRING et de NISSEN qu'un animal, qui a traversé victorieusement une infection, possède un sang plus destructeur qu'un animal qui n'a pas été infecté. Nos expériences sur le charbon établissent que peu d'heures déjà après l'inoculation, cette puissance s'accroit d'une façon manifeste, même chez des animaux dont la sensibilité est, on peut le dire, absolue pour un charbon virulent. La preuve que le nôtre possédait cette qualité, c'est que tous les témoins sont morts 36 heures en moyenne après l'inoculation. *Nous comparerions volontiers l'organisme sain à une nation armée sur pied de paix, l'organisme infecté à la nation sur pied de guerre. Le sort de la lutte dépend du nombre de forces qu'il peut mobiliser et de la durée pendant laquelle il peut supporter ce surcroit de travail. Dans cet ordre d'idées, la dilatation vasculaire et l'accroissement de la transudation dans les territoires infectés par des microbes quelconques peuvent être considérés comme une réaction salutaire, destinée à répandre sur le foyer le plus d'antiseptique possible.*

Quant à la nature de cette substance, nous ne pouvons apporter de nouveaux faits pour l'élucider. D'après BUCHNER, la sérine et la globuline du sang sont les désinfectants physiologiques de l'organisme. D'après HANKIN (1), ce serait la substance qui constitue les granulations éosinophiles de certains globules blancs, mais la démonstration de cet auteur est loin de nous sembler décisive.

Ce qui nous a frappé, c'est la leucocytose considérable qui suit l'inoculation du charbon chez le chien. Ce fait est parfaitement en rapport avec les recherches de Mlle C. EVERARD et MM^rs MASSART et DEMOOR (2) sur les modifications du nombre des globules blancs, consécutives aux injections microbiennes. Ces auteurs ont établi que cette opération est suivie d'une hyperleucocytose quand l'animal survit; s'il succombe, l'hyperleucocytose fait défaut. SANARELLI (3) a observé le même phénomène dans ses

(1) HANKIN : *Ueber den Ursprung und Vorkommen von Alexinen im Organismus*; Centralbl. f. Bakt., B. XII, 1892.

(2) CL. EVERARD, J. DEMOOR et J. MASSART : *Sur les modifications des leucocytes dans l'infection et dans l'immunisation*; Ann. de l'Inst. Pasteur, 1893.

(3) SANARELLI : *Moyens de défense de l'organisme contre les microbes*; Ann. de l'institut Pasteur, 1893, n° 3.

recherches sur le vibrion de Metchnikoff. Cet ensemble de faits paraît indiquer que si les leucocytes n'interviennent pas par leurs propriétés amiboïdes, ils sécrètent peut-être la substance bactéricide.

Nous sommes donc partisans d'une action énergique des humeurs dans la défense de l'organisme. Est-ce à dire que nous rejetons complétement le procédé de la phagocytose? Nullement, mais nous croyons que son rôle, s'il existe, a encore besoin d'être défini. L'intéressant travail de M. Sanarelli sur ce sujet, un des tous derniers parus sur cette matière, est loin de nous sembler probant, bien qu'il traite la question sous toutes ses faces. Si l'auteur avait tenu compte de ces deux faits : extinction graduelle du pouvoir bactéricide dans le sang extravasé et renforcement de ce même pouvoir chez les animaux vaccinés, il serait peut-être arrivé à de tout autres conclusions. Quoi qu'il en soit, ces deux phénomènes donnent de ses expériences une explication au moins aussi satisfaisante que la phagocytose.

La longueur de ce travail nous empêche de nous étendre sur l'importance de la réaction de l'organisme, même en pleine infection, au point de vue de la thérapeutique. Le lecteur tirera lui-même les déductions que cette donnée comporte.

CONCLUSIONS.

1° Le bacille commun de l'intestin transporté de sang à sang subit une diminution aussi forte que lorsqu'il est transporté de la gélose dans le sang. La diminution ne peut donc s'expliquer par le changement brusque de milieu.

2° Il n'y a pas de proportionnalité entre le nombre de bacilles ensemencés, et le nombre de survivants. Plus on introduit d'organismes, moins il en meurt : on remarque en outre que, si l'on ensemence largement, la pullulation, de tardive, devient précoce.

3° Deux hypothèses peuvent expliquer la conservation d'un grand nombre d'organismes et la pullulation précoce :

a) L'introduction, avec les bacilles, de produits microbiens très favorables à leur développement.

b) L'introduction, avec les bacilles, de produits microbiens exerçant une action neutralisante sur la substance bactéricide.

Nous rejetons la première interprétation :

a) Parce que les produits supposés favorables à la multiplication sont également apportés avec les ensemencements peu abondants.

b) Parce que l'addition de culture morte aux bacilles vivants ne favorise pas la multiplication dans la mesure qu'on serait en droit d'attendre de cette addition.

c) Parce que le mélange au sang de principes de premier choix (peptone 1 0/0, glucose et extrait de viande 0,5 0/0) n'empêche pas les microbes de succomber. Ces principes alimentaires de premier choix conservent dans le sang leur valeur nutritive.

Nous adoptons la seconde interprétation : la destruction incomplète et la pullulation précoce sont dues à la présence dans les cultures de produits antagonistes de la substance microbicide.

4° Le fait de la répullulation consécutive à la destruction ne doit pas être interprété par une adaptation au milieu. Il est la conséquence :

a) De l'extinction graduelle de la puissance bactéricide dans le sang extravasé.

b) De l'action antagoniste des produits microbiens sur le pouvoir bactéricide.

On peut le prouver en imitant le renouvellement du sang et de la lymphe, que la circulation opère incessamment, chez l'animal, dans la région infectée. Pour cela, on ajoute de temps en temps du sang frais à du sang dans lequel les microbes sont en voie de multiplication, et par la numération des colonies on constate que chaque addition de sang est suivie d'une diminution du nombre des microbes. On doit admettre que le pouvoir bactéricide in vitro n'est qu'une manifestation affaiblie de ce même pouvoir pendant la vie. L'extinction graduelle du pouvoir bactéricide rend très bien compte de la pullulation, sans que l'on doive voir dans le dépérissement microbien un phénomène d'adaptation.

5° On doit admettre l'existence du pouvoir bactéricide pendant la vie, pour deux motifs :

a) Si l'on injecte des produits microbiens, même à faible dose, dans les vaisseaux, le sang recueilli peu de temps après a perdu en partie ou en totalité son influence bactéricide.

b) La doctrine du pouvoir bactéricide exige que dans les septicémies ce pouvoir soit aboli au moment de la généralisation dans le sang, et par contre soit conservé aussi longtemps que l'infection est localisée. L'étude du pouvoir bactéricide du sang chez le lapin s'harmonise parfaitement avec ces principes. Il est supprimé quand les bacilles apparaissent dans le sang, comme Flügge et Lubarsh l'ont déjà démontré; pendant la période de

localisation il est conservé. Chez le lapin, il est même le plus souvent augmenté ; chez le chien, l'augmentation est constante.

6° Le pouvoir bactéricide, aboli pour le bacille charbonneux, l'est aussi pour le bacille commun.

7° L'objection tirée de l'absence de corrélation entre le pouvoir bactéricide et l'immunité naturelle n'est pas fondée, parce qu'on a comparé le sang d'animaux sains et non celui d'animaux se trouvant sous le coup d'une infection.

8° Les résultats obtenus par JETTER et contraires à l'existence du pouvoir bactéricide sont sans portée :

a) Parce qu'il n'a pas ensemencé le sang qu'il étudiait avec des bacilles provenant eux-mêmes de culture dans le sang.

b) Parce qu'il ne s'est pas assuré que son agar possédait les qualités nutritives nécessaires. Comme nos expériences le démontrent, on n'obtient pas de développement adéquat aux nombres d'organismes ensemencés, si l'on n'ajoute pas à la gélose une certaine quantité de gélatine. La non-observance de cette précaution suffit pour expliquer les résultats contradictoires constatés par cet auteur.

LA CRISTALLISATION

DE LA CELLULOSE

ET

LA COMPOSITION CHIMIQUE

DE LA MEMBRANE CELLULAIRE VÉGÉTALE

PAR

Eugène GILSON
CHARGÉ DE COURS A L'UNIVERSITÉ DE GAND

Mémoire déposé le 15 mars 1893.

LA CRISTALLISATION DE LA CELLULOSE

ET

LA COMPOSITION CHIMIQUE DE LA MEMBRANE CELLULAIRE VÉGÉTALE

L'étude de la membrane cellulaire végétale et de la cellulose a été depuis plus d'un demi-siècle l'objet d'innombrables travaux. L'historique de la question a été fait par plusieurs auteurs déjà, entre autres par BEHRENS (1), TSCHIRCH (2) et REISS (3); aussi, n'entre-t-il pas dans nos vues de résumer ici tous ces travaux. Nous nous bornerons à exposer l'état actuel de la question.

Les différents auteurs n'attribuant pas au mot cellulose une signification identique, une certaine confusion règne à ce sujet dans la littérature.

Certains savants considèrent la membrane végétale comme formée d'un seul corps, la « cellulose »; celle-ci serait donc un individu chimique.

Pour d'autres, il existe dans la membrane plusieurs variétés, plusieurs modifications *physiques* de la cellulose.

D'autres enfin désignent sous le nom de cellulose des corps qu'ils considèrent comme *chimiquement* différents.

Les intéressants travaux de E. SCHULZE et de ses collaborateurs ont beaucoup contribué à élucider la question; résumons-les brièvement.

Dans un premier mémoire (4), publié avec E. STEIGER et E. MAXEWELL, E. SCHULZE a démontré qu'il existe dans la membrane cellulaire végétale différents hydrates de carbone devant être considérés comme des anhydrides de différentes glycoses : dextrose, galactose, arabinose, xylose, mannose. Les auteurs sont d'avis (5) que l'on doit réserver le nom de cellulose à l'élément

---

(1) BEHRENS : *Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischer Untersuchungen.* 1883.

(2) TSCHIRCH : *Angewandte Pflanzenanatomie.* 1889.

(3) REISS : *Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflosungsweise bei Keimung der Samen*; Landwirth. Jahrbüch., 1889, p. 711.

(4) E. SCHULZE, E. STEIGER, E. MAXEWELL : *Zur Chemie der Pflanzenzellmembranen*; Zeitschrift für physiologische Chemie. B XIV, 1890, p. 226.

(5) Loc. cit., p. 270.

de la membrane qui se dissout dans l'oxyde de cuivre ammoniacal ou réactif de SCHWEIZER, qui n'est pas attaqué par les acides dilués même à l'ébullition, mais qui est coloré en bleu par l'acide sulfurique concentré et l'iode et par le chlorure de zinc iodé. La cellulose doit probablement être considérée comme un anhydride de la dextrose; il n'en existerait donc qu'une seule variété.

Dans un second mémoire (1), qui fait suite au précédent, SCHULZE étudie des celluloses de différentes provenances, au point de vue des glycoses auxquelles elles donnent naissance par hydratation au moyen de l'acide sulfurique. Il arrive à ce résultat que toutes fournissent de la dextrose. Dans trois cas cependant il a trouvé de la mannose à côté de la dextrose (2). Il croit donc devoir admettre l'existence d'une deuxième cellulose fournissant par hydratation de la dextrose et de la mannose; il la nomme mannoso-cellulose. Cette cellulose possède toutes les propriétés de la dextro-cellulose : résistance aux acides dilués et aux alcalis, coloration par les réactifs iodés, etc.; elle n'en diffère que par les produits d'hydratation qu'elle fournit.

Cela revient à admettre l'existence de plusieurs celluloses, c'est-à-dire de plusieurs individus chimiques présentant les réactions caractéristiques de la cellulose, mais fournissant par hydratation des sucres différents.

SCHULZE considère comme caractéristique des celluloses véritables la résistance que présentent ces corps aux acides dilués à l'ébullition. Il propose de nommer *hémi-celluloses* les hydrates de carbone de la membrane qui se dissolvent par ébullition dans les solutions acides diluées. Ces hémi-celluloses se colorent probablement en bleu par les réactifs iodés comme les celluloses véritables.

Quelque soit le sens plus ou moins étendu que les différents auteurs aient attribué jusqu'ici au mot cellulose, ils sont tous d'accord pour la considérer comme un corps amorphe; elle est même fréquemment citée comme exemple de corps incristallisable.

Cependant, en traitant convenablement par le réactif de SCHWEIZER des coupes de tissus végétaux à membrane dite cellulosique, nous sommes parvenu à obtenir à l'intérieur des cellules un corps cristallisé, se colorant en bleu par l'acide sulfurique concentré et l'iode, de même que par le chlorure

(1) E. SCHULZE : *Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen;* Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. XVI, 1892, p 386.

(2) Quelques préparations de celluloses ont aussi fourni à l'auteur de la xylose à côté de la dextrose; en traitant ces préparations par une solution de potasse caustique, l'hydrate de carbone qui fournit de la xylose passe en solution, ce qui démontre que ces préparations contenaient autre chose que de la cellulose pure. Du reste, SCHULZE ne parle pas de xyloso-cellulose

de zinc iodé, insoluble dans les alcalis et les acides dilués, se redissolvant dans le réactif de SCHWEIZER, présentant, en un mot, les réactions généralement indiquées pour la cellulose. La cristallisation de ce corps tendait à démontrer que nous avions affaire à un individu chimique.

Mais il fallait aussi se demander quel était, parmi les différents hydrates de carbone contenus dans la membrane, celui qui cristallisait? La question était moins simple à résoudre qu'elle pouvait le paraître à première vue. En effet, nous avons vu que, d'après SCHULZE, il existe dans la membrane au moins deux celluloses différentes, et, d'après REISS (1), les celluloses de réserve se comportent vis-à-vis des réactifs comme la cellulose proprement dite. Pour pouvoir répondre catégoriquement à cette question, il nous faudra à la fois recourir aux recherches microscopiques et chimiques. En faisant apparaître les cristaux de cellulose dans diverses conditions, en étudiant l'action des différents réactifs sur la membrane, nous pourrons également élucider certains points concernant la constitution générale de cette dernière.

Avant de commencer l'exposé de nos recherches personnelles, nous allons indiquer succinctement quel est l'état de nos connaissances sur la constitution de la membrane végétale considérée spécialement au point de vue de sa composition chimique.

Les botanistes distinguent généralement dans la membrane deux parties :

1° Une portion propre à chaque cellule, de composition chimique très variable.

2° Une partie commune à deux cellules, située entre celles-ci et désignée sous les noms de substance intercellulaire, lamelle moyenne, membrane primaire, *Mittellamelle*, *Mittelplatte*, *Aussenhaut* (WIESNER), etc.

Ces nombreuses dénominations ont été la cause de confusions fréquentes. Des choses identiques ont été désignées sous des noms différents et des choses différentes sous des noms identiques. Ainsi, d'après DIPPEL (2), c'est seulement la partie la plus centrale de la lamelle moyenne qui fournit les réactions de la substance intercellulaire. L'expression membrane primaire, qui est employée avec raison pour désigner la première membrane formée, a été fréquemment usitée dans un sens abusif, comme synonyme de lamelle moyenne ou substance intercellulaire, pour désigner *toute* la partie située entre deux cellules.

(1) R. REISS : *Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflosungsweise bei der Keimung der Samen;* Landwirthschaftliche Jahrbücher, 1889, p. 763.

(2) A. TSCHIRCH : *Angewandte Pflanzenanatomie*, p. 188.

On ne connaît encore que fort peu de chose sur la composition chimique véritable de cette partie moyenne de la membrane cellulaire, elle se modifie du reste plus ou moins à mesure que la cellule avance en âge. Quoi qu'il en soit, elle présente les propriétés suivantes.

Elle est toujours et facilement soluble par la macération de SCHULZE, moins facilement dans l'acide chromique en solution concentrée. Elle est insoluble dans le réactif de SCHWEIZER, fréquemment insoluble dans l'acide sulfurique concentré, ou tout au moins plus résistante à l'action dissolvante de ce réactif que le restant de la membrane. Les réactifs iodés la colorent en jaune. Elle fixe un grand nombre de matières colorantes. Dans les tissus parenchymateux (ceux qui nous intéressent le plus), on a retrouvé dans cette partie moyenne de la membrane des substances solubles dans les alcalis, surtout après l'action des acides dilués, substances désignées sous le nom de matières pectiques. Leur présence a été signalée successivement dans les objets les plus divers par MULDER (1), KABSCH (2), VOGL (3), WIESNER (4), FREMY, POULSEN (5); enfin MANGIN (6) a démontré que ces substances se trouvaient dans tous les tissus mous; de plus, il a indiqué des matières colorantes, telles que le bleu de méthylène, la safranine, etc., qui permettent de les distinguer des autres substances de la membrane.

A propos de ce terme « matière pectique », nous tenons à faire quelques remarques. D'abord, les substances que l'on désigne sous ce nom ne sont pas des corps purs, des individus chimiques; on sait aujourd'hui que ce sont des mélanges de divers hydrates de carbone, donnant naissance par hydratation au moyen des acides à de la galactose, de l'arabinose et probablement à d'autres sucres encore. De plus, il n'est pas possible de distinguer les matières pectiques des gommes. En effet, il a été démontré par SCHEIBLER (7) que les acides métapectique et arabique étaient identiques. En outre, d'après WIELER (8), les membranes des cellules végétales contiennent de l'acide métarabique. Ces substances devraient rentrer dans la classe des

(1) MULDER : *Physiol Chem.*, p. 514.

(2) KABSCH : Pringsheim's Jahrbuch, Bd. III, p. 367.

(3) VOGL : Sitzungsber der K. Acad. der Wissenschaften. Wien, Bd 48. 2 Abth, 1863. p. 668.

(4) WIESNER : Idem, Bd. 50, 2. Abth., 1864, p 450.

(5) POULSEN : *Microchimie végétale*. Trad. par LACHMANN, 1882. p. 95.

(6) MANGIN : Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris, juillet 1888, p. 144; octobre 1889, p. 569; février 1890, p. 295.

(7) SCHEIBLER : voir TOLLENS, *Kurzes Handbuch der Kohlenhydrate*, p. 214

(8) WIELER : *Analysen der Jungholzregion von Pinus sylvestris*, etc.; Landw. Versuchstationen, Bd. 32, p. 343.

hémi-celluloses (voir p. 398). Elles seraient caractérisées microscopiquement par certaines réactions de coloration et par la facilité avec laquelle elles se dissolvent dans les alcalis après l'action des acides.

Indépendamment des deux parties de la membrane dont nous nous sommes occupé jusqu'ici, on a reconnu que, dans certains objets, notamment dans les tissus lignifiés, dans le liège, dans certaines cellules à membrane mucilagineuse, la partie la plus interne de la membrane, celle qui tapisse directement l'intérieur de la cellule, était différentiée et présentait la réaction de la cellulose, soit immédiatement, soit après l'action peu prolongée de réactifs. Cette partie est désignée par les auteurs sous le nom de membrane tertiaire, *Innenhaut*, *Grenzhäutchen*. (1)

Quoique, eu égard au mode de formation de la membrane, la séparation de celle-ci en différentes lamelles soit certainement arbitraire, nous devons cependant nous en tenir à cette division, d'abord parce que, chimiquement parlant, elle répond à des faits; ensuite parce qu'elle facilite la description et est de nature à empêcher la confusion.

Nous tenons avant tout à préciser ce que nous désignons par le mot *lamelle*, dont nous ferons un usage fréquent.

Nous entendons désigner par là une partie de la membrane dont la composition chimique est différente de la partie à laquelle elle est immédiatement accolée. Une membrane peut posséder deux lamelles de composition chimique identique, pourvu toutefois qu'elles soient séparées par une lamelle de composition chimique différente.

Nous démontrerons au courant de ce travail qu'au point de vue chimique la membrane doit être divisée en trois parties, que nous désignerons respectivement sous les appellations de : lamelle moyenne, lamelle interne et lamelle intermédiaire.

La lamelle moyenne est la partie qui est située entre deux cellules. Elle peut être considérée comme la partie la plus externe de chacune d'elles. Dans certains cas, elle est formée par la membrane primaire seule; mais, le plus souvent, elle comprend la membrane primaire modifiée et des couches d'épaississement secondaires qui sont venues s'y ajouter. Cette lamelle est généralement mince.

La lamelle interne est la partie la plus interne de la membrane, celle qui tapisse directement la cavité cellulaire. Elle est généralement de peu d'épaisseur.

---

(1) Strasburger : *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhaute*, page 6.

La lamelle intermédiaire désigne la partie de la membrane située entre la lamelle moyenne et la lamelle interne. Elle est formée de couches secondaires et possède souvent une épaisseur considérable.

Les principales questions que nous traiterons dans ce mémoire, et que nous pensons avoir résolues en combinant les recherches microscopiques et chimiques, sont les suivantes :

1° Des différents hydrates de carbone contenus dans la membrane, quel est celui qui cristallise lorsqu'on traite des coupes de tissus mous d'après notre méthode, c'est-à-dire successivement par le réactif de SCHWEIZER, l'ammoniaque et l'eau?

2° Que doit-on entendre par cellulose? Est-ce une individualité chimique? Qu'est-ce que la mannoso-cellulose de E. SCHULZE?

3° Y a-t-il dans la membrane plusieurs hydrates de carbone insolubles dans les alcalis et les acides dilués à l'ébullition, et se colorant en bleu par l'acide sulfurique concentré et l'iode, ou par le chlorure de zinc iodé?

4° La cellulose se rencontre-t-elle à l'état libre ou à l'état de combinaison dans la membrane?

5° La cellulose est-elle répandue dans toute la membrane, ou bien est-elle localisée dans certaines de ses parties?

Un mot encore pour préciser d'avantage ce que nous entendons désigner par le mot *cellulose*. Nous désignerons provisoirement sous ce nom le ou les hydrates de carbone de la membrane insolubles dans les alcalis et les acides dilués, solubles dans l'acide sulfurique concentré et se colorant en bleu par l'iode, en présence du chlorure de zinc ou des acides sulfurique et phosphorique concentrés.

PREMIÈRE PARTIE.

RECHERCHES MICROSCOPIQUES.

Méthode à suivre pour obtenir la cellulose cristallisée à l'intérieur des cellules.

Lorsqu'on laisse des coupes de tissus végétaux, dont les membranes fournissent les réactions de la cellulose, pendant quelque temps en contact avec le réactif de SCHWEIZER, et qu'on les lave à l'eau distillée, on remarque à l'intérieur des cellules une masse amorphe plus ou moins verdâtre et fournissant les réactions de la cellulose. Cette cellulose est toujours plus ou

moins souillée par des composés de cuivre insolubles. Mais si, au lieu de laver directement les coupes à l'eau, on les lave d'abord avec précaution à l'ammoniaque, qui dissout la plupart des composés cuivriques et précipite plus lentement la cellulose, et ensuite seulement à l'eau distillée, on remarquera à l'intérieur des cellules soit des sphéro-cristaux, soit des arborescences cristallines. D'abord peu visibles, ces cristallisations apparaissent nettement quand on ajoute à la préparation du chlorure de zinc iodé, qui les colore immédiatement en bleu, ou bien du rouge congo, qui les colore en rouge.

Ces cristaux sont insolubles dans les alcalis et les acides dilués, solubles dans le réactif de Schweizer ; ils présentent donc bien les réactions de la cellulose.

Pour obtenir facilement des cristallisations nettes, et pouvoir en même temps étudier avec fruit la structure de la membrane, on doit observer certaines précautions. D'abord il est bon de choisir des objets ne contenant que peu ou point d'amidon, substance qui ne se laisse pas facilement extraire des cellules et se colore par les réactifs de la cellulose.

On doit ensuite, autant que possible, vider entièrement l'intérieur des cellules, de telle sorte que celles-ci soient réduites à leurs membranes seules. On arrive à ce résultat en traitant les coupes par une solution diluée de potasse caustique (1—2 0/0), ou mieux par l'eau de javelle, et en les lavant ensuite parfaitement à l'eau distillée. Ces solutions alcalines dissolvent le protoplasme, le noyau, etc.; toutefois, si les cellules contenaient des corps gras, on devrait préalablement traiter les coupes par l'alcool, puis par l'éther. Les coupes doivent être de grosseur moyenne : si elles sont trop fines, elles ne résistent pas à l'action des réactifs, elles se désagrègent ; si elles sont trop grosses, l'action des réactifs, pour être complète, doit être prolongée, ce qui nuit à la netteté des préparations.

Après avoir préparé les coupes comme nous venons de l'indiquer, on les introduit dans un godet contenant de la liqueur de Schweizer, et que l'on peut fermer hermétiquement. Suivant les objets que l'on aura à examiner, l'action du réactif devra être plus ou moins prolongée. Pour certains objets, tel que la racine de *Beta vulgaris*, quatre à cinq heures de contact suffisent ; pour d'autres, tels que le pétiole de *Rheum undulatum*, la tige souterraine d'*Asparagus officinalis*, etc., le contact doit être maintenu plus longtemps. Aussi, est-il préférable en général de laisser agir le réactif pendant douze heures ; ce temps suffit pour la plupart des objets. On décante ensuite lentement la solution de Schweizer, les coupes, qui ont pris une consistance plus ou moins gélatineuse, se maintiennent au fond du godet ; on remplit alors celui-ci

d'ammoniaque liquide ; on le ferme et on laisse reposer pendant une demi-heure environ. Ensuite, on décante une seconde fois, on remplace le liquide par de l'ammoniaque fraîche, on laisse au repos pendant une dizaine de minutes et on renouvelle ce traitement à l'ammoniaque jusqu'à ce que les coupes soient à peu près incolores. On les lave alors plusieurs fois à l'eau distillée.

Si l'on veut examiner les coupes sans addition de colorant, ou bien si l'on veut les traiter par le chlorure de zinc iodé, on peut aussi les laver à l'acide acétique ou à l'acide chlorhydrique dilué ; on éclaircit ainsi les préparations. Mais si l'on désire colorer les coupes par le rouge congo, on ne pourra pas leur faire subir ce dernier traitement.

Il n'est pas indifférent de faire agir sur les coupes des solutions d'ammoniaque plus ou moins concentrées, car les effets obtenus varient avec la concentration de la liqueur. Avec l'ammoniaque à 5 o/o, on obtient surtout de petits sphéro-cristaux, FIG. 2 ; avec une solution à 10 o/o, on obtient des sphéro-cristaux plus volumineux et quelques arborescences cristallines ; avec une solution à 15 o/o, on n'obtient pour ainsi dire que des arborescences bien caractérisées, FIG. 1 ; enfin, avec une solution à 20-23 o/o, on obtient de grandes arborescences cristallines, généralement peu distinctes.

Parenchyme.

RACINE DE BETA VULGARIS.

Les grandes cellules du parenchyme de la betterave permettent d'obtenir très facilement des cristallisations de cellulose des plus nettes. Ces cellules ont des parois minces et ne contiennent que peu de protoplasme ; elles sont dépourvues d'amidon et de graisses. En laissant macérer les coupes pendant quelque temps dans une solution diluée de potasse, ou mieux dans de l'eau de javelle, et en lavant soigneusement à l'eau distillée, on obtient des cellules entièrement vides ; il ne reste que leurs membranes. Les réactifs de la cellulose, le chlorure de zinc iodé, par exemple, appliqués alors ne colorent pas entièrement la membrane ; la lamelle moyenne reste incolore. Pour obtenir les cristaux, on traite les coupes par la solution de Schweizer, l'ammoniaque et l'eau, comme nous l'avons indiqué plus haut. On remarquera qu'après ce traitement les membranes n'ont pas sensiblement diminué d'épaisseur ; leur aspect ne s'est guère modifié. Mais l'intérieur des cellules est rempli de cristallisations, d'ailleurs peu distinctes. Pour les étudier, on devra les colorer par un réactif de la cellulose. Après l'action de ce réactif, on remarquera tout d'abord qu'aucune partie des membranes

ne se colore plus, FIG. 1, *m*, et que tout ce qui se colore, c'est-à-dire la cellulose, s'est cristallisé, FIG. 1, *c*.

La cellulose se présente alors soit sous forme de sphéro-cristaux, FIG. 2, *c*, soit sous forme d'arborescences cristallisées, FIG. 1, *c*, suivant le degré de concentration de l'ammoniaque employée; ces cristallisations, étant toujours appliquées contre la membrane, sont planes d'un côté et plus ou moins sphériques de l'autre.

Si l'on a employé pour le lavage de la préparation de l'ammoniaque concentrée, à 20 o/o par exemple, on remarquera que les cellules, surtout celles du centre de la coupe, ne contiennent qu'un petit nombre de cristallisations arborescentes, mais que celles-ci sont volumineuses, quelquefois même la cellule paraît à peu près remplie par un seul groupement cristallin. On peut aussi voir de la cellulose cristallisée dans quelques espaces intercellulaires, FIG. 1, *c'*.

Nous n'avons jamais pu observer de cristaux isolés.

Pour obtenir des cristallisations hors des cellules, on procède de la façon suivante :

Les coupes ayant subi les divers traitements par la liqueur de SCHWEIZER, etc., sont mises à macérer dans une solution d'acide chlorhydrique à 2-3 o/o, pendant cinq à six heures au moins. Après lavage à l'eau, on les place sur le porte-objets et on dépose au bord du verre à couvrir une goutte d'une solution très diluée de potasse caustique ou d'ammoniaque. Les membranes se dissolvent à mesure que le liquide s'introduit dans la préparation; il ne reste que les cristallisations et, quelquefois, quelques débris de membranes, FIG. 3.

Pour exécuter cette expérience avec tout le succès désirable, il est bon de colorer la préparation à l'aide du rouge congo. Voici comment on opère :

Avant de traiter les coupes par l'acide chlorhydrique, on les met en contact pendant quelque temps avec une solution de ce colorant; puis on lave à l'eau distillée jusqu'à ce que les cristallisations seules soient colorées, et alors seulement on a recours à l'acide chlorhydrique. La matière colorante rouge vire au bleu et se fixe sur la cellulose. Après lavage à l'eau, si l'on traite les coupes par une solution alcaline, soit de potasse, soit d'ammoniaque, la coloration passe au rouge, tandis que les membranes se dissolvent. Il ne reste plus alors dans la préparation que les cristallisations de cellulose colorées en rouge et des débris de fibres et de vaisseaux, si la coupe contenait ces éléments, FIG. 2.

BRASSICA OLERACEA CAULO-RAPA (PARTIE BASILAIRE RENFLÉE DE LA TIGE).

Le parenchyme de la tige de cette rave est formé de cellules contenant fréquemment des grains d'amidon, peu propres, par conséquent, à l'étude de la cristallisation de la cellulose. Cependant ces membranes cellulaires étant plus épaisses que dans beaucoup d'autres objets, nous nous en sommes servi avantageusement pour étudier l'action de divers réactifs sur les cellules du tissu parenchymateux.

Les cellules de cette tige sont de grandeur assez variable et sont lâchement unies entre elles; aussi le tissu contient-il de nombreux méats. On y voit parfaitement que chaque cellule possède sa membrane propre; par contre, la lamelle moyenne est moins distincte. On la remarque seulement en certains endroits, souvent il faut employer des réactifs pour la mettre en évidence. La membrane est perforée de nombreuses ponctuations qui, vues de face, présentent le plus souvent la forme elliptique. Chaque ponctuation est parcourue par un fin réseau. Sur les coupes transversales, ces pores apparaissent comme un amincissement de la membrane, ils sont du reste assez peu distincts.

Après l'action du chlorure de zinc iodé sur les coupes, on remarque que la cellulose est disposée exclusivement à la partie interne de la cellule. En effet, la lamelle moyenne reste incolore, de même que les ponctuations.

Pour mettre la lamelle moyenne en évidence et pour y constater la présence des matières pectiques, nous avons suivi la méthode indiquée par Mangin (1). Les coupes sont traitées par l'acide chlorhydrique alcoolique pendant vingt-quatre heures, puis lavées à l'alcool. En les examinant dans ce liquide, on voit que les membranes n'ont guère changé d'aspect. Dans l'eau, au contraire, elles se gonflent fortement. Les coupes ainsi obtenues, traitées par une solution diluée de bleu de méthylène, montrent la lamelle moyenne fortement colorée en bleu, tranchant nettement sur le restant de la membrane incolore ou bleu pâle. Il est à remarquer toutefois que la partie de la membrane la plus voisine de la lamelle moyenne (lamelle intermédiaire, invisible ici) se colore également en bleu foncé comme cela s'observe surtout bien dans les méats.

L'action de la solution de Schweizer sur cet objet est surtout intéressante. Après le traitement par ce réactif les membranes ont conservé leur forme et leur aspect général. La différence essentielle consiste en ce qu'à

(1) Mangin : Comptes rendus, février 1890, p. 295.

l'intérieur des cellules entières, c'est-à-dire de celles qui n'ont été ni coupées par le rasoir ni déchirées, on remarque des cristallisations de cellulose. On les met surtout en évidence par l'action du chlorure de zinc iodé ou du rouge congo. Ces réactifs font voir également que la membrane cellulaire ne contient plus de cellulose; celle-ci a pris tout entière la forme cristalline. Remarquons aussi que l'on peut encore rencontrer de la cellulose cristallisée dans les espaces intercellulaires.

Si l'on traite des coupes ayant subi l'action de la liqueur de Schweizer pendant quelques instants avec une solution diluée de bleu de méthylène, on voit parfaitement la lamelle moyenne et la partie la plus externe du restant de la membrane, celle qui touche à la lamelle moyenne, se colorer en bleu foncé; tandis que l'autre partie de la membrane ne se colore que très faiblement. Les cristaux de cellulose ne se colorent pas du tout. Il résulte de là que la membrane dont on a éliminé la cellulose renferme encore deux substances différentes; nous aurons bientôt l'occasion de revenir sur ces faits.

Si, au lieu d'employer une solution diluée de bleu de méthylène, on fait usage d'une solution relativement concentrée de ce réactif, les membranes entières, sauf les ponctuations, se colorent en bleu après quelque temps. Pour démontrer clairement que ce qui persiste des membranes, après qu'on a enlevé la cellulose par le réactif de Schweizer, se compose encore de deux substances différentes, nous avons opéré comme suit :

Les coupes traitées comme plus haut sont mises en contact pendant douze heures avec une solution diluée d'acide acétique, puis lavées sur le porte-objets avec beaucoup de précaution, d'abord avec une solution très diluée d'ammoniaque, puis à l'eau distillée. Ce traitement a pour but d'enlever les matières pectiques, qui sont solubles dans les alcalis après l'action des acides. Ensuite on colore les coupes au moyen d'une solution de bleu de méthylène. L'aspect des cellules est considérablement changé. La lamelle moyenne est presque entièrement dissoute; aux angles et là où la membrane est rétrécie autour des ponctuations, on en remarque encore de petites portions ayant une couleur bleu foncée. Le restant de la membrane, qui est maintenant nettement divisée en deux parties par suite de la dissolution de la lamelle moyenne, est incolore ou faiblement teinté. Vues de face, les ponctuations apparaissent sous la forme d'un cercle ou d'une ellipse en bleu sur un fond incolore ou fort pâle. Au fond de la ponctuation, on remarque une sorte de réseau formant des ponctuations plus petites.

Sur les coupes transversales, on voit au fond de chaque grande ponctu-

ation des ponctuations plus petites correspondant au réseau que l'on voit de face.

Les ponctuations forment donc des sortes de cribles.

Si, après l'action du réactif de Schweizer, on laisse les coupes pendant un temps suffisamment long en contact avec l'acide chlorhydrique dilué, tout ce qui subsiste des membranes se dissout dans les liquides alcalins. Il résulte de ces expériences qu'il existe dans les membranes des cellules que nous venons d'examiner trois corps différents :

1° Une substance facilement soluble dans les alcalis après l'action des acides faibles et fixant énergiquement le bleu de méthylène ; cette substance forme la lamelle moyenne.

2° Une substance soluble dans les alcalis seulement après une action plus ou moins prolongée des acides, substance qui se colore peu par le bleu de méthylène.

3° De la cellulose ; celle-ci est située vers la partie la plus interne de là cellule ; en effet, elle cristallise dans la cavité cellulaire, et à l'état de dissolution dans le réactif de Schweizer, elle ne diffuse pas ou du moins très lentement au travers de la membrane. En effet, nous avons traité des coupes à plusieurs reprises par de grandes quantités de liqueur de Schweizer et, malgré cela, la cellulose subsistait à l'intérieur des cellules.

A cause de la faible épaisseur de la membrane, il nous est impossible de dire si la cellulose est située exclusivement dans la partie la plus interne de la cellule, ou bien s'il y en a également à l'état de mélange avec d'autres substances dans la lamelle intermédiaire. Cette dernière hypothèse paraît la plus probable.

POLYPODIUM AUREOLATUM.

Les cellules du centre du rhizome du *Polypodium aureolatum* sont grandes, polyédriques et étroitement appliquées les unes contre les autres. Elles possèdent des membranes assez épaisses ; on y distingue parfaitement une lamelle moyenne, des couches d'épaississement et de nombreuses ponctuations. Après l'action du chlorure de zinc iodé, on y remarque aussi une lamelle interne ; en effet, ce réactif colore immédiatement cette partie en bleu foncé. La lamelle intermédiaire ne se colore que lentement en bleu pâle et la lamelle moyenne prend une teinte jaune.

Ce tissu se comporte vis-à-vis de la liqueur de Schweizer comme celui de la tige de rave.

Toutefois, après que la cellulose a été enlevée par ce réactif, on voit immédiatement, grâce à l'épaisseur de la membrane, que celle-ci se compose encore de deux parties, une lamelle moyenne et une lamelle intermédiaire.

A propos de l'action du réactif de Schweizer, faisons remarquer qu'il est nécessaire de prolonger son action, si l'on veut débarrasser complétement les membranes de la cellulose qu'elles contiennent.

Les membranes des cellules du parenchyme du rhizome de *Polypodium aureolatum* sont donc composées d'une lamelle moyenne de composition chimique inconnue, d'une lamelle intermédiaire formée d'un mélange de cellulose et d'hémi-cellulose et d'une lamelle interne formée de cellulose pure ou à peu près pure.

Nous avons étendu nos expériences sur toute une série de tissus parenchymateux provenant d'objets variés, et toujours nous sommes arrivé aux mêmes résultats. Les différences, peu considérables du reste, que nous avons eu l'occasion de constater, provenaient principalement de l'épaisseur et de la résistance plus ou moins grandes de la membrane. Nous avons constamment obtenu de la cellulose cristallisée à l'intérieur des cellules. C'est pourquoi il serait superflu de décrire l'action des réactifs sur tous les objets que nous avons étudiés ; bornons-nous à les citer.

Cryptogames.

Pour les champignons et les algues voir plus loin.

Polytrichum commune, *Sphagnum cuspidatum*, *Aspidium Filix mas*, *Polypodium vulgare*, *Polypodium aureolatum*.

Phanérogames.

GYMNOSPERMES.

Ceratozamia mexicana, *Abies balsamea*.

ANGIOSPERMES. — MONOCOTYLÉDONES.

Acorus calamus, *Rhapis flabelliformis*, *Yucca filamentosa*, *Allium cepa*, *Asparagus officinalis*, *Agave americana*, *Iris florentina*, *Strelitzia principis*, *Orchis vanillia*.

DICOTYLÉDONES.

Rheum undulatum, *Beta vulgaris*, *Aristolochia clematitis*, *Paeonia caroliniana*, *Astrapea Wallichii*, *Euphorbia splendens*, *Brassica oleracea caulo-rapa*, *Brassica oleracea capitata*, *Pelargonium zonale*, *Sempervivum*

tectorum, *Ampelopsis hederacea*, *Vitis vinifera*, *Opuntia ficus indica*, *Saxifraga*, *Daucus carotta*, *Petroselinum sativum*, *Hedera helix*, *Gentiana lutea*, *Inula helenium*, *Lactuca sativa*, *Dahlia*.....

Graines.

Nous allons nous occuper maintenant d'une nouvelle série d'objets, de graines, dans les membranes desquelles on a signalé l'existence de différents corps fournissant, prétendument, les réactions de la cellulose, et qu'on a désignés sous les noms de « cellulose de réserve et mannoso-cellulose ». Il était important d'examiner comment ces objets se comportent en présence des réactifs et spécialement du réactif de SCHWEIZER. Était-il possible d'obtenir avec eux des cristallisations cellulosiques semblables à celles des tissus parenchymateux?

COFFEA ARABICA (GRAINE).

C'est dans l'endosperme des graines de café que E. SCHULZE a trouvé la mannoso-cellulose. Cet hydrate de carbone présente, d'après l'auteur, les réactions de la cellulose, notamment la coloration bleue par le chlorure de zinc iodé, mais il fournit par hydratation non seulement de la dextrose, mais encore de la mannose.

Pour débarrasser les cellules de l'huile, des cristaux et des matières albuminoïdes dont elles sont remplies, nous avons traité successivement les coupes par les liquides suivants : alcool, éther, alcool, eau de javelle, eau distillée. Après ce traitement les cellules sont entièrement vides. Leurs membranes présentent un fort épaississement en réseau. On peut voir distinctement, surtout à certains endroits, la lamelle moyenne, la lamelle interne et, entre celles-ci, la lamelle intermédiaire. Sous l'action du chlorure de zinc iodé, la lamelle interne est colorée en bleu pâle; les lamelles intermédiaire et moyenne ne sont pas colorées.

Ces membranes résistent énergiquement aux acides (sauf à l'acide sulfurique concentré qui les dissout), et aux alcalis, potasse ou soude caustique en solution concentrée.

Si l'on traite les coupes à l'ébullition pendant plusieurs heures avec une solution de potasse caustique à 40 0/0, elles ne changent guère d'aspect. Après lavage, toute la membrane, sauf la lamelle moyenne, se colore en bleu foncé par le chlorure de zinc iodé. En traitant les coupes pendant six heures à l'ébullition avec une solution d'acide sulfurique à 12 0/0, les membranes

ne paraissent pas avoir diminué d'épaisseur, mais la lamelle intermédiaire se colore en bleu foncé, tout comme la lamelle interne, par le chlorure de zinc iodé. On doit donc admettre qu'il existe dans cette membrane au moins deux substances : 1° la cellulose qui se colore par le chlorure de zinc iodé; 2° une substance contenue dans la lamelle intermédiaire, ne se colorant pas en bleu par ce réactif, mais se dissolvant par une ébullition prolongée dans une solution d'acide sulfurique à 12 o/o.

On ne peut pas traiter les coupes des graines du café par la liqueur de Schweizer comme celles des parenchymes, c'est-à-dire dans un godet rempli de ce réactif, car les membranes se dissolvent presque entièrement et, en se gonflant, déchirent la lamelle moyenne qui est la partie la plus résistante. Si l'on veut étudier l'action de cette solution, il convient d'opérer d'une manière spéciale. On dépose les coupes sur le porte-objets et on ajoute une à deux gouttes du réactif de Schweizer; on introduit la préparation sous une cloche à l'intérieur de laquelle on a eu soin de placer préalablement un récipient contenant de l'ammoniaque, afin d'avoir une atmosphère à la fois humide et ammoniacale pour empêcher l'évaporation du liquide et la précipitation de l'oxyde de cuivre. On laisse la coupe et le réactif en contact pendant dix à quinze minutes environ. On enlève alors avec précaution le réactif en faisant usage d'un morceau de papier à filtrer, et en évitant autant que possible, de remuer la coupe, qui est devenue excessivement fragile. On additionne ensuite la préparation d'une ou deux gouttes d'ammoniaque, et on la replace sous la cloche pendant une demi-heure environ. Après avoir répété ce traitement à l'ammoniaque trois ou quatre fois, on lave à l'eau et finalement à l'acide chlorhydrique dilué, toujours avec précaution. Enfin on ajoute une goutte de chlorure de zinc iodé. On aperçoit alors tout autour de la coupe des sphéro-cristaux bleus; sur les bords de la coupe, on remarque la lamelle moyenne qui persiste; elle est incolore et tapissée de sphéro-cristaux. Vers l'intérieur de la coupe, surtout si celle-ci n'est pas trop fine, on remarquera des cellules ayant conservé leur forme et à l'intérieur desquelles on distingue la lamelle interne gonflée, contournée et colorée en bleu; le restant de la membrane est jaunâtre.

Ce qui reste de la membrane après l'ébullition des coupes avec l'acide sulfurique à 12 °/₀ pendant 6 heures, ou avec la potasse à 4 °/₀ pendant plusieurs heures, fournit également une grande quantité de sphéro-cristaux de cellulose.

Ces membranes contiennent indépendamment de la lamelle moyenne, au moins deux substances bien différentes : d'abord une substance se co-

lorant en bleu par le chlorure de zinc iodé et cristallisant tout à fait comme la cellulose des tissus parenchymateux; ensuite une substance qui ne se colore pas par le chlorure de zinc iodé, mais qui se dissout par l'ébullition dans l'acide sulfurique à 12 %.

Dans la membrane de ce tissu, on distingue donc une lamelle interne cellulosique, une lamelle intermédiaire formée d'un mélange de cellulose et d'un autre corps, enfin une lamelle moyenne mince et de composition chimique entièrement inconnue.

PHYTELEPHAS MACROCARPA (GRAINE).

C'est un des objets dans lesquels Reiss(1) a signalé l'existence de la *cellulose de réserve*.

Les cellules de l'endosperme du *Phytelephas* ont été figurées bien des fois; nous pouvons nous dispenser de les décrire. Pour débarrasser ces cellules de leur contenu, nous avons fait subir aux coupes un traitement semblable à celui que nous avons indiqué à propos du café.

Les coupes examinées dans l'eau, sans addition de réactif, montrent une membrane épaisse, au milieu de laquelle on aperçoit une mince lamelle moyenne. On ne peut distinguer la lamelle interne; c'est à peine si l'on voit une ligne brillante contournant la membrane à l'intérieur de la cellule. Mais si l'on traite la coupe par le chlorure de zinc iodé, la lamelle interne se colore immédiatement en bleu; la lamelle intermédiaire se colore aussi, mais plus lentement; la lamelle moyenne ne se colore pas.

En traitant les coupes par le réactif de Schweizer avec précaution sur le porte-objets, comme nous l'avons indiqué pour le café, on arrive à des résultats analogues à ceux que nous avons obtenus avec ce dernier objet. Autour de ce qui reste de la coupe, on voit de nombreuses cristallisations de cellulose colorées en bleu, dispersées au milieu d'une substance d'aspect gélatineux; celle-ci ne se colore pas; il n'y a que les cristallisations qui soient colorées. Vers l'intérieur de la coupe, on trouve ordinairement quelques cellules ayant conservé leur forme et à l'intérieur desquelles on remarque des cristallisations colorées en bleu.

En résumé, il y a également dans la membrane de ces cellules deux corps distincts : l'un se colorant en bleu par le chlorure de zinc iodé et cristallisant, l'autre qui ne se colore pas et qui, après l'action de la liqueur

(1) Reiss : *Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflosungsweise bei der Keimung der Samen*; Landwirthschaftliche Jahrbücher, 1889, p. 478.

de SCHWEIZER, prend un aspect gélatineux. La cellulose se trouve principalement dans la lamelle interne; la lamelle intermédiaire en contient également, mais associée à un autre corps.

STRYCHNOS NUX VOMICA (GRAINE).

C'est aussi un des objets dans lesquels REISS (1) a signalé la présence de la « cellulose de réserve ».

L'endosperme de cette graine est formé de cellules possédant des membranes épaisses et se gonflant dans l'eau; ce qui indique déjà la présence d'une substance différente de la cellulose. Pour étudier les membranes à l'état naturel, on est obligé de placer les coupes dans l'alcool dilué, et on doit se borner à les traiter par l'alcool et l'éther pour les débarrasser de l'huile qu'elles contiennent; on ne peut songer à les faire passer par l'eau de javelle.

Ces membranes sont formées de trois parties, qui se distinguent surtout nettement si l'on examine les coupes aussitôt après avoir ajouté de l'eau. Il y a d'abord une mince lamelle moyenne, ensuite une lamelle intermédiaire épaisse, dans laquelle on remarque des couches concentriques et des stries transversales qui, d'après TANGL (2), sont de fins canaux; enfin, une partie fortement réfringente, tapissant l'intérieur de la cellule : la lamelle interne. On peut rendre celle-ci plus distincte en traitant les coupes par une solution diluée de rouge congo. Ce réactif de la cellulose colore principalement cette lamelle; la lamelle intermédiaire ne se colore que faiblement. Le chlorure de zinc iodé, appliqué sur des coupes humectées un instant, y fait apparaître une coloration bleue pâle, bien différente de la coloration caractéristique de la cellulose pure; mais tout est diffus, confus. Peu à peu cependant la préparation s'éclaircit, et on y aperçoit des images différentes, suivant la partie que l'on examine. La lamelle moyenne est ordinairement dissoute. La lamelle intermédiaire s'est gonflée à tel point que la cavité cellulaire a entièrement disparu et est remplie d'une substance colorée en bleu pâle vers les bords, en bleu foncé vers le centre. Cette dernière partie correspond à la lamelle interne. D'autres fois, la lamelle moyenne étant également dissoute, la cellule parait limitée par une mince membrane cellulosique (3); vient ensuite une partie vide, ou ne se colorant pas par le réactif, et enfin,

(1) REISS : Loc. cit.

(2) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd., XII, 1880.

(3) Cette prétendue membrane pourrait bien être formée par la base évasée des ponctuations, ainsi que cela se voit dans le *Tropeolum majus*, p. 170.

au centre de la cellule, une membrane contractée, se colorant fortement en bleu.

D'autres fois encore, on remarque des sortes de cylindres semblant formés d'anneaux superposés. Ils sont colorés en bleu pâle, la partie centrale en bleu foncé. Ces cylindres sont formés par les lamelles intermédiaire et interne qui se sont fortement gonflées et sont sorties de la cellule, à la façon d'un ressort qui se détend lorsqu'on cesse de le comprimer. La partie la plus colorée, c'est-à-dire la partie interne du cylindre, correspond à la lamelle interne.

Pour étudier l'action du réactif de Schweizer sur les cellules de l'endosperme de *Strychnos*, on doit opérer avec précaution, comme pour le *Coffea* et le *Phytelephas*.

Après l'addition du chlorure de zinc iodé, on remarque ordinairement quelques cellules ayant conservé leurs formes, et à l'intérieur desquelles sont déposées de nombreuses cristallisations de cellulose. En outre, surtout sur les bords et autour de ce qui reste de la coupe, on voit une substance d'aspect gélatineux, incolore ou d'une teinte jaunâtre, et au milieu de laquelle sont enrobées de nombreuses cristallisations de cellulose d'une couleur bleue foncée.

Ainsi, comme dans le *Phytelephas*, la cellulose de réserve est formée par un mélange de deux substances, l'une offrant les caractères de la cellulose, tels que coloration, cristallisation, etc., l'autre dépourvue de ces caractères.

LUPINUS LUTEUS (GRAINE).

E. Schulze, E. Steiger et W. Maxewell (1) ont trouvé dans ces graines un hydrate de carbone insoluble dans l'eau, soluble dans les acides dilués à l'ébullition en fournissant de la galactose; ils l'ont nommé *paragalactane*.

Les cellules des cotylédons du lupin contenant de l'huile, des grains d'aleurone, etc., il est nécessaire de traiter préalablement les coupes par l'alcool, l'éther, etc.

Après ce traitement, les cellules sont vides et la préparation est très claire. Les membranes cellulaires sont minces et criblées de nombreuses ponctuations; pour les étudier, on doit faire usage de forts grossissements.

Après l'action du chlorure de zinc iodé, on distingue une lamelle moyenne incolore, une lamelle intermédiaire peu colorée, une lamelle interne

(1) E. Schulze, E. Steiger, W. Maxewell : *Zur Chemie der Pflanzenzellmembranen*; Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. XIV, 1890, p. 231.

colorée en bleu. Il est difficile de reconnaître si la lamelle intermédiaire est incolore ou bleu pâle, surtout à cause des nombreuses ponctuations de la membrane. On ne saurait dire, en effet, si la coloration bleue pâle n'est pas due à une ponctuation située en dessous de la partie qui est au point. Cette observation s'applique du reste à tous les objets.

Après une ébullition d'une heure dans l'acide sulfurique à 2 1/2 0/0 pour dissoudre le paragalactane, les coupes sont devenues fragiles ; toutefois les membranes ne paraissent pas avoir sensiblement diminué d'épaisseur. Le chlorure de zinc iodé leur communique, sauf à la lamelle moyenne, une coloration bleue foncée.

Les membranes des cellules des cotylédons du lupin ne résistent que faiblement à l'action du réactif de Schweizer. C'est pourquoi, si l'on veut traiter les coupes par cette solution, il faut opérer sur le porte-objets, comme pour le café, etc. Les lamelles moyennes ne se dissolvent pas dans ce réactif; mais, comme elles sont fort minces, elles se déchirent facilement.

Néanmoins, si l'on opère avec soin, il y en a toujours un certain nombre qui restent entières et qui conservent la forme de la cellule ; celles-là sont remplies de cristallisations de cellulose. Tout autour de la coupe, on voit aussi des débris de la lamelle moyenne incolore et de nombreux petits sphéro-cristaux bleus.

E. Schulze (1), ayant remarqué que le tissu contenant le paragalactane n'était soluble dans la liqueur de Schweizer qu'après l'élimination de cet hydrate de carbone par ébullition dans les acides dilués, crut devoir admettre ou bien que le paragalactane et la cellulose sont combinés chimiquement, ou bien plutôt que ces substances sont simplement mélangées, mais de telle sorte que la cellulose ne puisse se dissoudre qu'en fort petite quantité dans le réactif de Schweizer.

Il résulte de ce que nous avons vu jusqu'ici que ni l'une ni l'autre de ces hypothèses n'est fondée. La cellulose se dissout dans la liqueur de Schweizer, mais, comme d'une part elle est disposée vers l'intérieur de la cellule, et que d'autre part, à l'état de solution dans la liqueur cupro-ammonique, elle ne diffuse pas au travers des membranes, elle reste emprisonnée dans les cellules.

Les coupes débarrassées du paragalactane par ébullition dans l'acide sulfurique dilué, puis traitées avec précaution sur le porte-objets avec le réactif de Schweizer, fournissent de la cellulose cristallisée.

---

(1) E. Schulze : Loc. cit.

TROPEOLUM MAJUS (GRAINE).

On a signalé dans ces graines la présence de l'amyloïde, substance se colorant en bleu par l'iode seul.

Les cellules des cotylédons du *Tropeolum* possèdent des membranes fortement épaissies, perforées de nombreuses ponctuations; elles sont remplies d'une substance jaunâtre dont on peut les débarrasser par le traitement à l'alcool, l'éther, etc. Toutefois, il faut éviter de prolonger l'action de l'eau de javelle plus d'une à deux minutes.

L'addition d'une solution aqueuse d'iode aux coupes a pour résultat de colorer la lamelle moyenne en jaune et le restant de la membrane en bleu, FIG. 5. Cependant, en certains points, on peut encore voir une lamelle interne réfringente et incolore ou pas sensiblement colorée.

A propos de la coloration bleue que l'iode donne à l'amyloïde, nous devons faire remarquer que cette substance exige pour se colorer une solution d'iode assez concentrée; ainsi, par exemple, une solution diluée d'iode peut colorer l'amidon sans colorer l'amyloïde.

Si, après avoir coloré les membranes en bleu par l'iode, on ajoute une à deux gouttes de chlorure de zinc iodé, on assiste à un phénomène des plus intéressants. La coloration bleue de la lamelle intermédiaire vire au rouge brunâtre, puis disparaît bientôt, tandis que la lamelle interne qui était invisible ou incolore prend une coloration bleue. La lamelle moyenne reste jaune.

Ceci démontre clairement qu'à côté de l'amyloïde contenu dans la lamelle intermédiaire, la membrane contient encore de la cellulose dans la lamelle interne.

L'action du rouge congo confirme ce résultat. Les coupes traitées par ce réactif montrent en effet une lamelle interne fortement colorée en rouge, le restant de la membrane étant d'un rose pâle.

Après avoir fait bouillir les coupes dans de l'eau pendant une heure environ, si l'on ajoute une solution d'iode de concentration moyenne, on pourra constater les particularités suivantes. La lamelle intermédiaire est fortement gonflée. Elle est formée d'une série de couches; une partie seulement de cette lamelle, celle qui est la plus voisine de la lamelle moyenne, se colore encore en bleu, l'autre partie est incolore. On distinguera aussi une fine lamelle interne réfringente et incolore. La lamelle moyenne est colorée en jaune. Les cellules qui sont restées entières sont remplies d'un

liquide bleu. Mais si l'on traite les mêmes coupes par une solution d'iode plus concentrée, la lamelle intermédiaire se colore entièrement en bleu. Par l'ébullition prolongée dans l'eau, ou plus rapidement par l'ébullition dans l'acide sulfurique à 5 o/o, on peut facilement obtenir des coupes dont les membranes cellulaires ne se colorent plus par la solution diluée d'iode, tout en réagissant encore avec les solutions concentrées de ce réactif.

On peut expliquer ces faits de deux façons différentes.

Ou bien il existe dans la membrane deux variétés d'amyloïde : l'une facilement soluble dans l'eau et les acides dilués à l'ébullition, et se colorant en bleu par l'iode en solution diluée ; l'autre insoluble ou difficilement soluble dans l'eau et les acides dilués à l'ébullition et ne se colorant que par l'iode en solution plus concentrée.

Ou bien l'intensité de la coloration est proportionnelle à la quantité d'iode absorbée. En effet, après l'action de l'eau ou des acides dilués à l'ébullition, il ne reste plus dans la membrane que peu d'amyloïde et la coloration bleue que prend ce corps sous l'influence de l'iode ne devient perceptible que s'il y a beaucoup d'iode en présence.

On peut débarrasser complétement les coupes d'amyloïde en les chauffant quelques instants avec l'acide nitrique à 25 o/o. Après l'action de ce réactif, les solutions diluées ou concentrées d'iode ne colorent plus les membranes qu'en jaune pâle. Le chlorure de zinc iodé, au contraire, colore immédiatement la lamelle interne en bleu, FIG. 6. En outre, on peut voir nettement que la mince lame bleue, qui parait exister contre la lamelle moyenne, est formée par la base évasée des ponctuations ; elle appartient par conséquent à la lamelle interne.

La lamelle cellulosique, vue de face, présente l'aspect d'un réseau.

Les membranes épaisses des cellules du *Tropeolum majus* sont en grande partie insolubles dans la liqueur de SCHWEIZER ; aussi se laissent-elles imprégner difficilement par le réactif. Il faut prolonger son action sur les coupes pendant dix-huit heures au moins, avant de les laver à l'ammoniaque.

L'examen des coupes, après addition du chlorure de zinc iodé, montre que les membranes sont fortement gonflées, de sorte que la cavité cellulaire est très réduite. A l'intérieur des cellules, on verra de petits sphéro-cristaux de cellulose colorés en bleu.

Quand, au lieu de chlorure de zinc iodé, on ajoute une solution d'iode, même concentrée, la lamelle intermédiaire ne se colore pas en bleu, mais seulement en jaune ; ce qui démontre que l'amyloïde a été dissous et, en outre, que la lamelle intermédiaire contient encore une autre substance.

L'action de l'iode sur les coupes préalablement traitées par l'acide nitrique à chaud nous avait déjà conduit à ce résultat.

Ainsi, grâce à l'épaisseur des membranes cellulaires des cotylédons du *Tropeolum majus*, grâce aussi au pouvoir colorant de l'iode pour l'amyloïde, il est aisé de démontrer que ces membranes renferment au moins trois principes chimiques différents localisés dans les trois parties de la membrane : lamelle moyenne, lamelle intermédiaire et lamelle interne.

CERATONIA SILIQUA.

Les cellules de l'endosperme de ces graines nous ont également fourni des cristallisations de cellulose. Nous nous bornerons à signaler, comme digne d'intérêt, le fait que l'épaisse lamelle intermédiaire de ces cellules ne contient certainement pas de cellulose.

Poils et tissus lignifiés.

POILS DES GRAINES DU GOSSYPIUM HERBACEUM.

Les poils de coton sont formés, comme on le sait, presque exclusivement de cellulose, et la plupart des recherches sur cet hydrate de carbone ont même été faites sur cet objet. Il nous a paru intéressant de rechercher si le coton nous fournirait des cristallisations cellulosiques analogues à celles des autres objets que nous avons examinés jusqu'ici.

En se plaçant dans des conditions un peu spéciales, il est possible de transformer le coton presque entièrement en cristallisations de cellulose. On opère de la manière suivante. On place quelques fragments de poils sur le porte-objets, on ajoute une goutte de liqueur de Schweizer et on attend jusqu'à ce que les poils soient fortement gonflés. On dépose alors quelques gouttes d'ammoniaque contre le porte-objets, tandis que de l'autre côté on place un morceau de papier buvard pour aspirer le liquide. Après quelque temps, on renouvelle le traitement à l'ammoniaque avec précaution, et cela jusqu'à ce que la préparation soit à peu près incolore. L'ammoniaque est alors remplacée par de l'eau distillée, puis par de l'acide chlorhydrique dilué; on ajoute enfin du chlorure de zinc iodé.

Là où la cellulose était seulement gonflée, là surtout où elle était encore partiellement contenue dans la fine enveloppe extérieure, enveloppe insoluble dans la liqueur de Schweizer, elle s'est transformée en sphéro-cristaux bleus. Sur les bords de la préparation, où la cellulose était dissoute, elle est précipitée sous la forme d'une poudre amorphe, ou formée de sphéro-cristaux si petits que leur forme est insaisissable.

TISSUS LIGNIFIÉS (BOIS).

En opérant avec précaution sur le porte-objets, comme pour le coton, nous avons également obtenu des cristallisations avec de la cellulose préparée au moyen des bois de *Quercus robur*, *Populus alba*, *Abies excelsa*.

Algues.

Les membranes des cellules des algues sont généralement peu résistantes; elles sont fortement attaquées par les alcalis et surtout par l'eau de javelle. Aussi, pour débarrasser ces cellules de leur contenu, ne peut-on les laisser que quelques instants en contact avec les solutions alcalines.

Pour étudier l'action de la liqueur de Schweizer, on doit opérer avec beaucoup de précautions sur le porte-objets, comme nous l'avons indiqué pour le coton. Après ce traitement, si l'on fait agir le chlorure de zinc iodé, on remarquera que les cellules sont remplies de cristallisations se colorant en bleu, tandis que ce qui reste de la membrane ne se colore pas.

Les algues contiennent donc de la cellulose et celle-ci se trouve disposée dans la partie la plus interne de la membrane comme dans les végétaux supérieurs.

Nous avons étudié les espèces suivantes : *Chara fragilis*, *Spirogyra longata* et *Vaucheria sessilis*.

Champignons.

On sait que les membranes des cellules des champignons se comportent vis-à-vis des réactifs d'une façon différente de celles des autres végétaux. Elles ne se colorent qu'exceptionnellement en bleu violacé par le chlorure de zinc iodé (1); après l'action plus ou moins prolongée de la potasse caustique, au contraire, elles se colorent généralement par ce réactif. Elles ne fournissent ni les réactions de la lignine ni celles de la subérine. Aussi, certains auteurs ont-ils considéré la membrane des champignons comme formée d'une substance spéciale, la *fongine*.

C'est en vain que nous avons tenté d'obtenir des cristallisations de cellulose en faisant agir la liqueur de Schweizer soit directement, soit après l'action de la potasse, sur les espèces suivantes : *Mucor vulgaris*, *Thamnidium vulgare*, *Agaricus campestris* et un champignon indéterminé que nous avons retrouvé incidemment dans le tissu de la betterave, fig. 3, *ch*.

(1) J. B. Carnoy : *Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons*; p. 21, 1870.

Il est donc probable que les membranes des champignons ne contiennent pas de cellulose. Si elles en contiennent, celle-ci s'y trouve sous un état différent de celui sous lequel on la rencontre dans les membranes des autres végétaux.

Nous ne considérons pas ce point comme suffisamment élucidé, et nous nous réservons d'y revenir plus tard.

Cellulose animale (Tunicine).

Il existe chez certains animaux inférieurs, notamment dans le manteau des tuniciers, une substance fournissant les réactions de la cellulose. D'après certains auteurs, cette substance serait identique à la cellulose; d'après d'autres, elle en serait différente. Elle est désignée sous les noms de *cellulose animale* ou *tunicine*.

Winterstein (1) vient de démontrer que, comme la cellulose, elle fournit de la dextrose par hydratation.

Des coupes faites dans le manteau de la *Phallusia mamillata*, puis traitées par la liqueur de Schweizer, l'ammoniaque, etc., nous ont fourni des cristallisations semblables à celles que nous avons obtenues avec des tissus végétaux.

La tunicine ou cellulose animale est donc identique à la cellulose qui se rencontre dans les végétaux.

RÉSUMÉ.

Nous pouvons résumer comme il suit les résultats auxquels nous sommes arrivé jusqu'ici :

1° Toutes les membranes qui se colorent en bleu par le chlorure de zinc iodé fournissent des cristallisations lorsqu'on les traite convenablement par le réactif de Schweizer, puis par l'ammoniaque et l'eau. C'est toute la partie de la membrane qui se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé et seulement celle-là qui cristallise.

2° Les cristallisations présentent toujours les mêmes caractères; elles sont insolubles dans les acides et les alcalis dilués, solubles dans l'acide sulfurique concentré et dans le réactif de Schweizer. Elles possèdent donc toutes les réactions de la cellulose.

(1) Winterstein : Chemisches Central-Blatt, 1893, Bd. 1, p. 602

En conséquence, celle-ci nous apparaît comme un individu chimique; cette conclusion recevra sa confirmation dans la seconde partie de ce travail.

3° Toutes les membranes contiennent de la cellulose, mais on y rencontre toujours à côté de celle-ci d'autres substances en quantité considérable, ne se colorant pas en bleu par le chlorure de zinc iodé.

4° La cellulose de réserve nous apparaît comme un mélange de cellulose et d'autres hydrates de carbone.

5° La cellulose cristallise toujours à l'intérieur des cellules, ce qui démontre qu'elle est toujours disposée dans la partie interne de la membrane et qu'à l'état de dissolution dans le réactif de SCHWEIZER elle ne diffuse que peu ou point à travers celle-ci. Ce fait nous explique pourquoi il est impossible de débarrasser entièrement un tissu de cellulose en le traitant par la solution cupro-ammonique; il nous explique aussi, tout au moins en partie, la prétendue existence d'une métacellulose (FREMY). En effet, celle-ci n'est soluble dans la liqueur de SCHWEIZER qu'après l'action des acides; or, ceux-ci dissolvent ou attaquent fortement les autres éléments de la membrane, de sorte que la cellulose, n'étant plus emprisonnée à l'intérieur de la cellule, peut passer entièrement dans le dissolvant.

6° Au point de vue de sa composition chimique, on doit distinguer dans la membrane trois parties : une lamelle interne cellulosique, une lamelle intermédiaire contenant des substances diverses et ordinairement de la cellulose, et une lamelle moyenne de composition chimique inconnue, mais ne contenant pas de cellulose (1).

DEUXIÈME PARTIE.

RECHERCHES CHIMIQUES.

Nous devons rechercher maintenant, en nous basant sur des recherches et des considérations exclusivement chimiques,

1° Si le corps que nous avons obtenu à l'état cristallin à l'intérieur des cellules, est bien ce que l'examen microscopique faisait prévoir, un individu chimique, et lequel;

2° S'il existe dans la membrane végétale plusieurs corps méritant le nom de cellulose.

(1) Dans les cellules du liège, la lamelle moyenne est lignifiée. La lignine paraît être une combinaison chimique de la cellulose avec un autre hydrate de carbone ou un corps voisin.

E. Schulze a démontré que les éléments de la membrane, qui résistent aux acides dilués à l'ébullition et aux alcalis caustiques et qui se dissolvent dans le réactif de Schweizer, fournissent *toujours* de la dextrose(1) par hydratation. Dans quelques cas seulement, il a retrouvé de la mannose à côté de la dextrose. Il désigne ce prétendu hydrate de carbone spécial sous le nom de *mannoso-cellulose.*

Or, il résulte de nos recherches microscopiques que c'est précisément le corps résistant aux acides dilués à l'ébullition et aux alcalis caustiques, se dissolvant dans le réactif de Schweizer, et se colorant en bleu par le chlorure de zinc iodé, et celui-là seul qui cristallise dans les conditions et de la façon que nous avons indiquées. On doit donc admettre que c'est ce corps cristallisable qui fournit de la dextrose par hydratation. Cependant, il se pourrait qu'un produit possédant les mêmes propriétés fournisse à la fois de la dextrose et de la mannose ; ce corps serait la mannoso-cellulose, à moins toutefois que celle-ci ne soit *un mélange de deux hydrates de carbone différents.*

Il importait donc surtout de rechercher si la mannoso-cellulose de E. Schulze est un individu chimique ou bien un simple mélange de cellulose et d'un autre hydrate de carbone, fournissant de la mannose par hydratation. Nous avons en outre recherché directement quelle est la glycose qui se forme par hydratation de la cellulose cristallisée ; à cet effet, nous avons d'abord préparé de la cellulose par le procédé indiqué par E. Schulze(2), puis nous nous sommes assuré que ce produit est bien identique à celui que nous avions obtenu cristallisé à l'intérieur des cellules.

Préparation de la cellulose.

Nous avons choisi comme objet d'expérience la partie centrale de la tige du chou, parce que cette partie est formée d'un tissu parfaitement homogène, et que les membranes de ses cellules ne sont ni lignifiées (3), ni subérinisées, ce qui est indispensable pour l'expérience de contrôle que nous voulions faire.

(1) D'après E. Schulze. l. c., p. 412, l'opinion généralement répandue que la cellulose fournit par hydratation de la dextrose repose sur une seule analyse, celle de la cellulose du coton.

(2) E. Schulze : Loc. cit., p. 413. Cette méthode fournit de la cellulose pure avec les tissus parenchymateux ; mais avec certaines graines et avec les tissus lignifiés, on obtient souvent un produit impur.

(3) Pourvu toutefois qu'on ait choisi des sujets suffisamment jeunes.

On prend donc la partie la plus épaisse de la tige, on enlève avec soin au moyen d'un couteau l'écorce et le cylindre ligneux, pour ne conserver que la moelle formée d'un tissu parenchymateux uniforme. On pulvérise les divers morceaux ainsi obtenus, et on extrait la pulpe à plusieurs reprises avec une solution de potasse caustique à $^1/_2$ $^0/_0$, puis on lave parfaitement à l'eau distillée. Ce traitement a pour but de dissoudre le contenu cellulaire, et principalement les matières albuminoïdes. La pulpe est alors soumise pendant cinq heures à l'ébullition dans une solution d'acide sulfurique à $2^0/_0$, afin de dissoudre les hémi-celluloses; on lave à l'eau distillée et on fait macérer le résidu pendant quatorze jours avec douze parties d'acide nitrique D. 1,15 et 0,8 parties de chlorate de potassium; ensuite, on lave à l'eau distillée pour enlever l'acide nitrique et le sel de potassium, et l'on traite pendant une heure à 60° par l'ammoniaque diluée. Enfin, on lave parfaitement à l'eau, puis à l'alcool, et l'on sèche.

Pour nous assurer que la cellulose ainsi obtenue est bien identique au produit cristallisant à l'intérieur des cellules, nous avons soumis une grande quantité de coupes grossières du même objet à un traitement semblable à celui que nous avons fait subir à la pulpe pour en préparer la cellulose, avec cette seule différence, qu'après avoir débarrassé les coupes de leur contenu cellulaire par l'action de la potasse diluée, nous les avons mises en contact pendant 48 heures avec la liqueur de Schweizer, puis avec de l'ammoniaque, et enfin nous les avons lavées à l'eau. Les cellules étaient alors remplies de cristallisations de cellulose; ensuite, nous avons traité les coupes, comme la pulpe, par l'acide sulfurique dilué, etc. Lorsqu'enfin, après le traitement à l'ammoniaque et le lavage à l'eau, nous avons examiné le produit au microscope, nous avons vu qu'il était formé presqu'exclusivement de cristallisations de cellulose.

Nous nous sommes assuré de plus que la cellulose préparée au moyen de la moelle de la tige de chou, lorsqu'on la traite convenablement par le réactif de Schweizer, puis par l'ammoniaque, se prend entièrement en une masse présentant au microscope l'aspect cristallin.

Pour déterminer la glycose qui se produit par hydratation de la cellulose cristallisée, nous pouvions donc opérer indifféremment sur la préparation de cellulose comme telle ou après cristallisation.

Cristallisation de la cellulose IN VITRO.

Il est beaucoup plus difficile de faire cristalliser la cellulose *in vitro* que dans les cellules. Nous ne sommes pas encore parvenu à obtenir en grand des cristallisations identiques à celles que nous avons observées à l'intérieur des cellules; bien que nous ayons essayé les procédés les plus divers, nous n'avons jamais obtenu que des sphéro-cristaux. Le procédé qui nous a le mieux réussi consiste à abandonner une solution de cellulose dans un vase incomplétement fermé; l'ammoniaque se dégageant petit à petit, la cellulose et l'oxyde de cuivre se précipitent lentement. Après quelques jours, lorsque la précipitation paraît complète, on traite le mélange par l'acide chlorhydrique dilué pour dissoudre l'oxyde de cuivre, puis on lave parfaitement à l'eau distillée et on sèche.

Tandis que la cellulose obtenue par précipitation soit par l'eau, soit par l'ammoniaque, soit par des solutions salines, présente toujours un aspect gélatineux à l'état humide et corné à l'état sec, la cellulose préparée par le procédé que nous venons d'indiquer se présente sous forme d'une poudre blanche très ténue, offrant l'aspect de l'amidon. L'examen microscopique montre qu'elle est formée de petits sphéro-cristaux irréguliers ou de globulites.

On peut encore obtenir la cellulose sous forme de sphéro-cristaux en la traitant par le réactif de SCHWEIZER pendant quelques instants. Lorsqu'elle est fortement gonflée et devenue gélatineuse, mais avant qu'elle ne soit dissoute, on remplace la liqueur cupro-ammonique par de l'ammoniaque; on laisse en contact pendant une demi-heure environ, puis on lave à l'eau ammoniacale, et enfin à l'eau distillée.

L'examen microscopique démontre que toute la masse gélatineuse est alors formée de petits sphéro-cristaux.

On arrive encore au même résultat en introduisant une solution très concentrée, visqueuse, de cellulose dans le vase supérieur d'un dialyseur et en mettant de l'ammoniaque dans le vase inférieur. On place de cette façon la cellulose dans des conditions analogues à celles dans lesquelles elle se trouve dans les cellules, lorsque, après l'action de la liqueur de SCHWEIZER, on fait agir l'ammoniaque. Faisons remarquer que si l'on emploie une solution diluée de cellulose, on n'obtient pas de cristallisation.

Pourquoi la cellulose cristallise-t-elle beaucoup plus difficilement *in vitro* qu'à l'intérieur des cellules? Nous ne pouvons répondre à cette ques-

tion d'une façon entièrement satisfaisante. Toutefois, on pourrait peut-être trouver l'explication de ce fait dans les considérations suivantes.

Après l'action de la liqueur de SCHWEIZER, la cellulose constitue à l'intérieur de la cellule une couche gélatineuse tapissant l'intérieur de la cavité, c'est-à-dire qu'elle y est répartie sous un épaisseur très faible et dans un espace excessivement restreint.

Les particules physiques de cellulose, qui sont certainement de grandeur considérable et par conséquent peu mobiles, peuvent donc s'agencer en groupements cristallins sans avoir à effectuer des déplacements notables. Le fait que les sphéro-cristaux s'obtiennent mieux en solution concentrée qu'en solution diluée, de même que le fait que la cellulose sous forme gélatineuse se prend en sphéro-cristaux lorsqu'on la traite par l'ammoniaque, sont favorables à cette hypothèse.

Transformation de la cellulose en sucre.

Nous avons effectué cette transformation par le procédé indiqué par FLECHSIG(1). Nous avons opéré sur deux celluloses de provenance différente, l'une préparée avec la partie centrale de la tige du chou, l'autre avec la pulpe de betterave.

On traite une partie de cellulose par un mélange de 5 parties d'acide sulfurique concentré et 1,7 partie d'eau, on agite fréquemment pour faciliter la dissolution. Après vingt-quatre heures de contact, on ajoute au mélange cinq à six fois son volume d'eau, on agite, on laisse reposer plusieurs heures, puis on filtre. Au liquide filtré, on ajoute alors une quantité d'eau telle qu'on obtienne une solution contenant 2 1/2 0/0 d'acide sulfurique. On fait bouillir cette solution pendant six heures dans un appareil à reflux; on sature ensuite presque complétement (2) l'acide sulfurique par le carbonate de baryum, on filtre pour séparer le sulfate de baryum et on évapore au bain-marie. Lorsque le liquide est réduit à un petit volume, on sature le restant de l'acide sulfurique par le carbonate de baryum, on chauffe quelques instants, on filtre et on évapore à consistance sirupeuse.

Après quelques jours, les liquides sirupeux se sont tous deux pris en une masse cristalline.

Pour rechercher quelles sont la ou les glycoses contenues dans le sucre ainsi obtenu, nous avons suivi les méthodes indiquées par TOLLENS et ses élèves.

(1) FLECHSIG : Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. 7, p. 563.

(2) Ainsi que cela a été recommandé par E. SCHULZE l. c., p. 415.

Ces méthodes sont basées sur les faits suivants. La dextrose oxydée par l'acide nitrique fournit de l'acide saccharique. Sa solution traitée par l'acétate de phénylhydrazine à chaud fournit une osazone fondant à 204°—205°. La galactose oxydée par l'acide nitrique fournit de l'acide mucique, son osazone fond à 193°—194°.

La mannose, en solution aqueuse, précipite par l'acétate basique de plomb et par l'acétate de phénylhydrazine à froid en fournissant une hydrazone fondant vers 188°.

Les pentoses (arabinose, xylose) fournissent une osazone fondant vers 160°. Chauffées avec l'acide chlorhydrique et la phloroglucine, elles donnent une belle coloration rouge cerise; chauffées avec de l'acide sulfurique, elles fournissent de grandes quantités de furfurol.

La lévulose, chauffée avec de l'acide chlorhydrique dilué, fournit de grandes quantités de matières ulmiques. Chauffée avec de l'acide chlorhydrique et de la résorcine, elle donne une coloration rouge feu. Ce sont là les seules réactions que l'on connaisse pour caractériser ce sucre dans un mélange. Si, par l'action de l'acide chlorhydrique, il ne se produit pas de matières ulmiques, on peut conclure à l'absence de la lévulose; s'il s'en produit, on ne peut pas conclure à la présence de cet hydrate de carbone, d'autres corps fournissant la même réaction.

Recherche de la galactose et de la dextrose.

Pour rechercher ces sucres, nous avons chauffé au bain-marie, à une douce chaleur, 7 gr. de notre liquide sirupeux et 30 cm³ d'acide nitrique D. 1,15. Lorsque la masse est évaporée presque jusqu'à sec, on ajoute un peu d'eau, puis on évapore de nouveau jusqu'à ce que le liquide sirupeux commence à se colorer en brun, ce qui indique que l'acide nitrique est éliminé. Même après plusieurs heures de repos, on ne voit pas apparaître de cristaux, *ce qui indique l'absence de l'acide mucique et par conséquent de la galactose.*

Nous dissolvons alors le liquide sirupeux dans environ son poids d'eau distillée; nous chauffons au bain-marie tout en ajoutant petit à petit du carbonate de potassium pur jusqu'à réaction fortement alcaline. La solution brunâtre est alors additionnée d'acide acétique concentré en excès; il se produit bientôt un abondant précipité cristallin de saccharate acide de potassium. Après douze heures de repos, nous essorons les cristaux et nous les purifions par plusieurs cristallisations dans l'eau bouillante avec un peu de charbon animal.

Pour préparer le sel d'argent, on dissout le sel acide de potassium dans l'eau, on ajoute goutte à goutte de l'ammoniaque jusqu'à neutralisation, puis une solution de nitrate d'argent. On recueille le précipité formé sur un filtre, on le lave parfaitement à l'eau distillée, puis on le sèche à la température ordinaire à l'abri de la lumière.

Le dosage de l'argent dans ce sel nous a fourni les résultats suivants :

A. *Cellulose du chou.* I. 0,2192 gr. du sel soumis à la calcination ont fourni 0,1113 gr. d'argent, correspondant à 50,77 o/o.

II. 0,0944 gr. du sel soumis à la calcination ont fourni 0,0478 gr. d'argent, correspondant à 50,63 o/o.

Calculé pour $C_6H_8O_8Ag_2$.	Trouvé :	
	I.	II.
50,94 o/o	50,77 o/o	50,63 o/o

B. *Cellulose de la betterave.* I. 0,5925 gr. du sel soumis à la calcination ont fourni 0,3010 gr. d'argent, correspondant à 50,80 o/o.

II. 0,2402 gr. du sel soumis à la calcination ont fourni 0,1217 gr. d'argent, correspondant à 50,66 o/o.

Calculé pour $C_6H_8O_8Ag_2$.	Trouvé :	
	I.	II.
50,94 o/o	50,80 o/o	50,66 o/o

Ce sel était donc bien du saccharate d'argent.

Pour préparer l'osazone, nous avons dissous 1 gr. du liquide sirupeux dans 20 gr. d'eau distillée et nous avons ajouté 2 gr. de chlorhydrate de phénylhydrazine et 3 gr. d'acétate de sodium; ensuite nous avons chauffé au bain-marie pendant une demi-heure. Il s'est produit un précipité cristallin jaune. Nous l'avons jeté sur un filtre, lavé à l'eau distillée et à l'alcool faible; puis nous l'avons fait recristalliser dans l'alcool. Après dessiccation, les cristaux, chauffés rapidement, fondent à 203°-204° (cellulose du chou), et à 201°-202° (cellulose de la betterave).

La formation de l'acide saccharique et la production d'une osazone fondant entre 201°-204° indiquent donc la présence de la dextrose (1).

Recherche de la mannose, de la lévulose et des pentoses.

Pour rechercher la mannose, nous avons dissous dans l'eau une certaine quantité du liquide sirupeux, de manière à avoir une solution concentrée. A une partie de cette solution, nous avons ajouté de l'acétate de

(1) La gulose oxydée par l'acide nitrique fournit également de l'acide saccharique, mais ce sucre fournit une osazone dont le point de fusion est bien inférieur à celui de l'osazone de la dextrose.

plomb basique; il ne s'est pas produit de précipité. A une seconde partie, nous avons ajouté du chlorhydrate de phénylhydrazine et de l'acétate de sodium; après plusieurs heures, il ne s'était pas produit de précipité. Le liquide ne contenait donc pas de mannose.

Une partie du sucre chauffée avec précaution avec une solution de résorcine et de l'acide chlorhydrique nous a fourni une coloration rougeâtre, moins intense et moins belle, il est vrai, que celle que l'on obtient avec de la lévulose pure (1). Une deuxième partie du sucre chauffée avec de l'acide chlorhydrique dilué ne fournit pas de matières ulmiques, pas même une coloration brunâtre. Nous pouvons donc conclure à l'absence de la lévulose.

La recherche des pentoses par l'acide chlorhydrique et la phloroglucine ne nous a pas donné de résultats.

Le sucre analysé ne contenait donc que de la dextrose.

Mannoso-cellulose.

Nous avons vu dans la partie microchimique de ce travail que les coupes des graines de *Coffea arabica*, extraites par l'éther et la potasse, puis débarrassées, par ébullition dans les acides dilués, du paragalactane qu'elles contiennent, fournissent, lorsqu'on les traite par la liqueur de Schweizer, des cristallisations identiques à celles que nous avons obtenues avec tous les autres objets. D'après E. Schulze, les coupes traitées de cette façon devaient contenir de la *mannoso-cellulose*. Est-ce celle-ci qui cristallise? Ou bien avons-nous affaire à un mélange de cellulose et d'un autre hydrate de carbone, ainsi que le faisait prévoir la présence de cristallisations identiques à celles que nous avions remarquées dans les objets ne contenant pas de mannoso-cellulose?

Pour trancher cette question, nous avons préparé de la *mannoso-cellulose* en suivant la méthode indiquée par E. Schulze. Nous avons choisi, pour cette préparation, les graines du café, parce que celles-ci fournissent une forte proportion de cette substance.

Les graines de café finement pulvérisées sont extraites par l'éther dans un appareil Soxhlet. Après dégraissage complet, on fait macérer la poudre à plusieurs reprises et pendant plusieurs heures avec une solution de potasse caustique à 0,25 o/o, ensuite on lave parfaitement à l'eau distillée (2), puis on

---

(1) Nous avons obtenu une coloration semblable avec de la dextrose vendue comme chimiquement pure par la maison Kahlbaum de Berlin.

(2) Nous avons lavé par décantation, ce qui nous a permis de séparer les fines particules très légères formées par les débris des téguments foliaires de la graine, téguments constitués en grande partie de cellules lignifiées, dont la présence n'aurait pu que fausser les résultats de l'analyse.

fait bouillir pendant cinq heures avec une solution d'acide sulfurique à 2 0/0. Le résidu est lavé à l'eau distillée jusqu'à enlèvement complet de l'acide sulfurique, puis traité pendant une heure à la température de 60° environ, avec une solution très diluée d'ammoniaque (2—3 0/0); ensuite on lave à l'eau distillée, puis à l'alcool et l'on sèche.

Nous avons obtenu ainsi une substance présentant les caractères de la *mannoso-cellulose* de E. Schulze : coloration en bleu par le chlorure de zinc iodé, solubilité dans la liqueur de Schweizer. En traitant cette substance par la méthode de Flechsig, nous avons obtenu une solution sucrée; celle-ci traitée par le chlorhydrate de phénylhydrazine et l'acétate de sodium fournit à froid un précipité; celui-ci est jeté sur un filtre, lavé à l'eau distillée, puis à l'alcool et à l'éther, enfin dissous dans l'alcool faible à chaud. Par refroidissement, il se forme des cristaux, qui après dessiccation fondent à 183°—184° (hydrazone de la mannose).

Le liquide séparé par filtration du précipité, qui s'était produit à froid, est chauffé au bain-marie. Il se produit après quelque temps un précipité jaune cristallin. Après lavage et cristallisation dans l'alcool, ce corps fond vers 203° (dextrosazone).

La solution sucrée précipite également par l'acétate de plomb basique.

Il résulte donc de ces faits que le produit est bien identique à celui que E. Schulze a désigné sous le nom de *mannoso-cellulose*, et qu'il fournit par hydratation de la dextrose et de la mannose.

Après différents essais, nous sommes parvenu à trouver une méthode permettant de séparer parfaitement la mannoso-cellulose en deux hydrates de carbone différents, ainsi que nous le verrons plus loin.

Nous avions remarqué que, si l'on traite une solution de mannoso-cellulose dans la liqueur de Schweizer, soit par un sel alcalin, soit par un acide, on n'obtenait qu'un précipité très faible comparé au précipité obtenu dans les mêmes conditions avec une solution de cellulose préparée au moyen du coton, par exemple. Une série d'expériences nous ont démontré que, dans ces circonstances, une partie seulement de la mannoso-cellulose est précipitée, l'autre restant en solution; et que, de plus, en opérant dans certaines conditions, on peut obtenir une séparation complète en deux hydrates de carbone différents. Le principe de cette séparation est le suivant : si, à une solution diluée de mannoso-cellulose dans la liqueur de Schweizer, on ajoute une solution d'un sel alcalin ou un acide, la cellulose se précipite d'abord, tandis qu'un hydrate de carbone particulier, fournissant de la mannose par hydratation, reste en solution.

Pour effectuer cette séparation, nous opérons comme il suit. Nous dissolvons 20 grammes de mannoso-cellulose dans deux litres de liqueur de Schweizer; nous ajoutons 400 cc. d'ammoniaque concentrée; nous agitons fortement; puis nous laissons reposer, pendant douze heures, dans un récipient fermé. Ensuite, nous décantons pour séparer un léger résidu insoluble qui s'est déposé au fond du vase. Nous traitons alors la solution limpide par un courant d'acide carbonique pendant un quart d'heure environ, jusqu'à ce que le précipité gélatineux qui s'est formé s'agglomère et se dépose. Nous laissons alors le mélange en repos pendant deux heures; puis nous filtrons. La cellulose reste sur le filtre; l'autre hydrate de carbone passe en solution. Le précipité est lavé à l'ammoniaque concentrée, puis à l'ammoniaque de plus en plus diluée, jusqu'à disparition complète de toute coloration bleue. On lave alors à l'acide chlorhydrique dilué, à l'eau distillée, à l'alcool, à l'éther, et finalement on sèche.

Le produit ainsi obtenu présente toutes les propriétés de la cellulose : insolubilité dans les acides dilués, même à l'ébullition; solubilité dans l'acide sulfurique concentré et dans la liqueur de Schweizer; coloration bleue par le chlorure de zinc iodé. Traité par la méthode de Flechsig, il fournit un sucre qui ne précipite ni par l'acétate de plomb basique, ni par le chlorhydrate de phénylhydrazine et l'acétate de soude à froid. A chaud, au contraire, on obtient un précipité qui, après cristallisation dans l'alcool, fond vers 204°. Par hydratation, cette cellulose ne fournit donc pas de mannose, mais seulement de la dextrose. Elle possède les mêmes propriétés que les celluloses d'autres provenances et n'est nullement modifiée.

Faisons remarquer cependant que, si l'on avait opéré en solution insuffisamment diluée, si l'on avait prolongé l'action de l'acide carbonique, si l'on avait laissé reposer la solution trop longtemps avant de la filtrer, le produit pourrait contenir, à côté de la cellulose, des quantités plus ou moins considérables de l'hydrate de carbone fournissant de la mannose par hydratation.

On pourrait encore séparer ces deux corps en les dissolvant dans la liqueur de Schweizer et en soumettant la solution au traitement par l'acide carbonique, etc.

Pour rechercher l'hydrate de carbone qui est resté en solution dans la liqueur de Schweizer après l'action de l'acide carbonique, nous évaporons la solution au bain-marie presque jusqu'à sec, aussi vite que possible en remuant fréquemment le liquide. Ensuite on traite le résidu d'évaporation

par l'acide chlorhydrique très dilué, de façon à dissoudre tout l'oxyde de cuivre, en ayant soin d'éviter un trop grand excès d'acide. On laisse déposer pendant quelques heures, on filtre le liquide et on lave le précipité à l'eau distillée, jusqu'à ce que le liquide qui passe ne contienne plus de chlorures; enfin on sèche.

On obtient de la sorte une poudre blanche insoluble dans les acides dilués et les alcalis, soluble dans la liqueur de Schweizer, mais ne se colorant en bleu ni par le chlorure de zinc iodé, ni par l'acide sulfurique concentré et l'iode.

Ce corps, hydraté par la méthode de Flechsig, fournit une solution d'un sucre précipitant à froid par le chlorhydrate de phénylhydrazine et l'acétate de sodium. Après lavage et dissolution dans l'alcool dilué, ce précipité fournit des cristaux fondant vers 185° (hydrazone de la mannose). De plus, la solution fournit un abondant précipité par l'acétate de plomb basique. *Elle contenait donc de la mannose.*

La solution séparée par filtration de l'hydrazone de la mannose ne fournit pas de précipité jaune, lorsqu'on la chauffe pendant quelque temps. *Elle ne contenait donc pas de dextrose.*

Il est à remarquer toutefois que si l'on n'avait pas suffisamment prolongé l'action de l'acide carbonique, si l'on n'avait pas laissé reposer assez longtemps avant de filtrer, on aurait obtenu un produit se colorant en bleu par le chlorure de zinc iodé et fournissant, par hydratation, de la dextrose et de la mannose. Aussi longtemps que le produit se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé, il fournit encore de la dextrose par hydratation. Pour séparer ce mélange, on doit le dissoudre dans la liqueur de Schweizer et traiter la solution par l'acide carbonique, etc.

Il résulte des faits que nous venons d'exposer que la mannoso-cellulose de E. Schulze *est un mélange de cellulose et d'un nouvel hydrate de carbone* qui fournit par hydratation de la mannose et que nous appellerons *paramannane.* Le nom de *mannane* a été donné par MM. Gans et Tollens à un hydrate de carbone *soluble dans l'eau*, contenu dans le mucilage de salep.

Paramannane.

Pour préparer cet hydrate de carbone, on peut employer le procédé de séparation que nous venons d'indiquer. Si on veut l'avoir parfaitement pur, on dissoudra le produit ainsi obtenu dans le moins possible de liqueur de Schweizer, de façon à avoir une solution concentrée. On aban-

donnera cette solution au repos pendant plusieurs jours, puis on décantera avec soin pour séparer un léger résidu insoluble qui se sera déposé au fond du vase. On fera ensuite passer au travers de la solution un courant d'anhydride carbonique, jusqu'à ce que celui-ci ne soit plus absorbé. On laissera déposer pendant douze heures environ, on jettera le précipité sur un filtre et on le lavera à l'ammoniaque diluée d'abord, puis à l'acide chlorhydrique dilué, et finalement à l'eau distillée, jusqu'à ce que le liquide qui s'écoule ne contienne plus de chlorures. Enfin on le séchera.

Le paramannane se présente sous forme d'une poudre blanche, légère, présentant tout à fait l'aspect d'une fécule très fine. L'examen microscopique du produit, dont la précipitation a été effectuée lentement, montre qu'il est formé de petits sphéro-cristaux ou de globulites, ordinairement réunis à plusieurs et fréquemment à quatre, ce qui les fait ressembler énormément aux sarcines, FIG. 8.

Il est insoluble dans l'eau et dans les alcalis, facilement soluble dans la liqueur de SCHWEIZER et l'acide sulfurique concentré à froid. Il se dissout également dans l'acide sulfurique dilué, mais seulement par une ébullition prolongée, en se transformant en mannose. Il est hygroscopique.

Les analyses élémentaires du paramannane ont fourni les résultats suivants :

A. Produit séché à la température ordinaire en présence de l'acide sulfurique concentré.

I. 0,1762 gr. de substance ont fourni 0,2694 gr. d'anhydride carbonique et 0,1074 gr. d'eau, correspondant respectivement à 41,70 o/o de carbone et 6,77 o/o d'hydrogène.

II. 0,1286 gr. de substance ont fourni 0,1960 gr. d'anhydride carbonique et 0,0776 gr. d'eau, correspondant respectivement à 41,57 o/o de carbone et 6,70 o/o d'hydrogène.

III. 0,1240 gr. de substance ont fourni 0,1892 gr. d'anhydride carbonique et 0,0754 gr. d'eau, correspondant respectivement à 41,62 o/o de carbone et 6,75 o/o d'hydrogène.

	Calculé pour $C_{12}H_{22}O_{11}$.	Trouvé :			Moyenne :
		I.	II.	III.	
C	42,10	41,70	41,57	41,62	41,63
H	6,44	6,77	6,70	6,75	6,74
O	51,46	51,53	51,73	51,63	51,63
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

B. Produit séché à 105°.

I. 0,1093 gr. de substance ont fourni 0,1669 gr. d'anhydride carbonique et 0,0638 gr. d'eau, correspondant respectivement à 41,65 o/o de carbone et 6,48 o/o d'hydrogène.

II. 0,1972 gr. de substance ont fourni 0,2996 gr. d'anhydride carbonique et 0,1152 gr. d'eau, correspondant respectivement à 41,43 o/o de carbone et 6,49 o/o d'hydrogène.

III. 0,1281 gr. de substance ont fourni 0,1952 gr. d'anhydride carbonique et 0,0762 gr. d'eau, correspondant respectivement à 41,56 o/o de carbone et 6,60 o/o d'hydrogène.

Calculé pour $C_{12}H_{22}O_{11}$.		Trouvé :			Moyenne :
		I.	II.	III.	
C	42,10	41,65	41,43	41,56	41,55
H	6,44	6,48	6,49	6,60	6,52
O	51,46	51,87	52,08	51,84	51,93
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

C. Produit séché à 110°, il est légèrement roussi.

I. 0,1570 gr. de substance ont fourni 0,2442 gr. d'anhydride carbonique et 0,0945 gr. d'eau, correspondant respectivement à 42,42 o/o de carbone et 6,68 o/o d'hydrogène.

II. 0,1363 gr. de substance ont fourni 0,2124 gr. d'anhydride carbonique et 0,0810 gr. d'eau, correspondant respectivement à 42,50 o/o de carbone et 6,60 o/o d'hydrogène.

III. 0,1764 gr. de substance ont fourni 0,2778 gr. d'anhydride carbonique et 0,1062 gr. d'eau, correspondant respectivement à 42,95 o/o de carbone et 6,68 o/o d'hydrogène.

Calculé pour $C_{12}H_{22}O_{11}$.		Trouvé :			Moyenne :
		I.	II.	III.	
C	42,10	42,42	42,50	42,95	42,62
H	6,44	6,68	6,60	6,68	6,65
O	51,46	50,90	50,90	50,37	50,73
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Ces résultats correspondent à la formule $C_{12}H_{22}O_{11}$ ou à un multiple de celle-ci. Le produit séché à 110° était partiellement décomposé, ce qui

explique que nous ayons trouvé du carbone en proportion trop considérable.

Nous nous réservons de compléter l'étude du paramannane dans un autre travail.

RÉSUMÉ.

Nous pouvons résumer brièvement comme il suit les résultats de nos recherches chimiques :

1° Le corps que nous avons obtenu cristallisé dans les cellules, la cellulose, ne fournit par hydratation que de la dextrose ; on doit le considérer comme un individu chimique.

2° Il n'existe dans la membrane qu'un seul corps insoluble dans les acides dilués à l'ébullition, soluble dans la liqueur de Schweizer et se colorant en bleu par le chlorure de zinc iodé; il n'existe qu'une seule cellulose.

3° La mannoso-cellulose de E. Schulze est un mélange de cellulose et d'un hydrate de carbone qui n'avait pas encore été isolé jusqu'ici : le *paramannane*.

CONCLUSIONS.

Répondons d'abord aux questions que nous avons posées au commencement de ce travail.

1° Des différents hydrates de carbone contenus dans la membrane végétale, un seul cristallise lorsqu'on traite des coupes de tissus par le réactif de Schweizer, puis par l'ammoniaque : c'est la *cellulose*.

2° La cellulose est un hydrate de carbone insoluble dans les alcalis et les acides dilués à l'ébullition(1), soluble dans l'acide sulfurique concentré et le réactif de Schweizer, se colorant en bleu par l'acide sulfurique concentré et l'iode ou par le chlorure de zinc iodé. Par hydratation, il fournit de la dextrose et rien que de la dextrose. On peut de plus l'obtenir à l'état cristallisé, aussi doit-on le considérer *comme un individu chimique*.

La mannoso-cellulose de E. Schulze est un mélange de cellulose et d'un autre hydrate de carbone, le paramannane.

Les » celluloses de réserve « sont également des mélanges de cellulose et d'autres hydrates de carbone.

(1) Il ne faudrait pas conclure de là que la cellulose n'est absolument pas attaquée par ces agents chimiques. ils en dissolvent au contraire toujours une certaine quantité .

3° Il n'y a dans la membrane végétale qu'un seul hydrate de carbone insoluble dans les alcalis et les acides dilués à l'ébullition qui se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé, c'est la cellulose. On peut simplement définir celle-ci : l'hydrate de carbone de la membrane se colorant en bleu par le chlorure de zinc iodé.

4° La membrane de toutes les cellules végétales, excepté probablement celle des champignons, contient de la cellulose. Celle-ci s'y trouve à l'état libre, sauf peut-être dans les membranes lignifiées, où elle pourrait exister à l'état de combinaison avec un autre hydrate de carbone ou un corps voisin.

5° La cellulose est disposée dans la partie interne de la membrane, ainsi que cela résulte principalement du fait qu'elle cristallise toujours à l'intérieur des cellules.

Il existe donc dans la membrane des diverses cellules végétales une série d'hydrates de carbone différents, dont deux seulement ont été isolés et obtenus par nous à l'état cristallin et pur, ce sont ceux qui font l'objet de ce mémoire, la *cellulose* et le *paramannane*.

Les autres ne sont connus que par les glycoses auxquelles ils donnent naissance par hydratation (galactose, arabinose, xylose, etc.). La cellulose existe dans toutes les membranes végétales (1). Mais, si elles en renferment toutes, aucune n'est formée exclusivement de cet hydrate de carbone; en effet, elles contiennent toujours d'autres éléments en proportions considérables, à tel point que si ces derniers sont insolubles dans le réactif de Schweizer, on peut extraire par ce dissolvant toute la cellulose de la membrane, sans que celle-ci soit modifiée dans son aspect. Les corps qui accompagnent la cellulose dans la membrane sont toujours plus ou moins facilement solubles dans les alcalis et les acides dilués ; ils sont moins résistants que la cellulose. Ils ne se colorent pas en bleu par l'acide sulfurique concentré et l'iode, ou par le chlorure de zinc iodé.

E. Schulze a donné le nom d'hémi-celluloses (2) aux hydrates de carbone de la membrane facilement solubles, avec formation de glycose, dans les acides dilués à l'ébullition. Elles se dissolvent également dans les

(1) Sauf probablement dans les champignons.

(2) E. Schulze : Loc. c., p. 405.

alcalis à chaud et se colorent *probablement* en bleu par le chlorure de zinc iodé. SCHULZE dit en effet (1) : *Es scheint also, dass man diese Reagentien (Chlorzinkjod) als Gruppenreagentien für Cellulosen und Hemicellulosen ansehen muss.*

Ce dernier caractère des hémi-celluloses ne saurait être réel, car nous avons démontré que, des différents hydrates de carbone de la membrane, la cellulose seule se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé. Aussi, proposons-nous de désigner par le terme « hémi-celluloses » *les hydrates de carbone de la membrane qui ne se colorent pas en bleu par le chlorure de zinc iodé.* En effet, 1° la résistance des divers hydrates de carbone de la membrane aux acides dilués à l'ébullition est très diverse : si les uns se dissolvent facilement, d'autres, tels que le paramannane, exigent une ébullition prolongée, et la cellulose elle-même est attaquée par ce traitement; 2° ce sont précisément les corps qui se dissolvent le plus facilement dans les acides dilués et les alcalis, qui ne se colorent pas en bleu par le chlorure de zinc iodé; comme nous l'avons déjà dit, il n'y a dans la membrane qu'un seul corps qui se colore en bleu par ce réactif, c'est la cellulose.

Somme toute, en définissant les hémi-celluloses comme nous l'avons fait, on donnerait à ce terme la signification que lui avait donnée E. SCHULZE, lequel supposait, mais à tort, que les hémi-celluloses se colorent en bleu par le chlorure de zinc iodé.

Enfin, notre définition a l'avantage d'indiquer un caractère microchimique important permettant de distinguer facilement la cellulose d'avec les autres hydrates de carbone de la membrane.

La classe des hémi-celluloses comprend donc les substances connues sous le nom de *matières pectiques*, les hydrates de carbone qui jouent dans la membrane le rôle de réserves hydrocarbonées, le paragalactane, le paramannane, etc.

Il ne résulte pas de nos recherches que la cellulose, individu chimique, ne puisse exister sous différentes modifications physiques, se distinguant notamment par un état d'agrégation plus ou moins prononcé et par une résistance plus ou moins grande aux alcalis. L'existence de ces modifications de la cellulose est possible.

Comme nous le disions au commencement de ce travail, on doit distinguer dans la membrane végétale, considérée au point de vue de sa com-

---

(1) E. SCHULZE : Loc. c., p., 411.

position chimique, trois parties : la lamelle interne, la lamelle intermédiaire et la lamelle moyenne. La lamelle interne est toujours cellulosique et si, dans certaines cellules du liège et du bois, elle ne fournit pas directement les réactions caractéristiques de la cellulose, il suffit de traiter ces tissus pendant quelque temps par la potasse caustique ou l'eau de javelle pour qu'on puisse ensuite y produire ces réactions.

La minceur de la lamelle interne nous empêche de décider si elle est formée exclusivement de cellulose. Lorsque nous affirmons qu'elle est cellulosique, nous entendons dire que, si elle n'est pas formée de cellulose pure, elle est du moins toujours très riche en cette substance. La lamelle intermédiaire est la partie la plus intéressante de la membrane; c'est là que se localisent principalement les substances qui la caractérisent chimiquement. En effet, suivant que la membrane doit fonctionner comme substance de réserve, ou bien que la cellule dont elle fait partie doit jouer le rôle d'organe protecteur ou de soutien, on voit apparaître dans la lamelle intermédiaire des hydrates de carbone facilement solubilisables (paragalactane, amyloïde, etc.), ou bien de la subérine (1) ou de la lignine.

Dans les tissus mous, la mince lamelle moyenne est formée d'hémicelluloses solubles dans les alcalis après l'action des acides (matières pectiques) (2).

Nous ignorons quelle est sa composition dans les tissus lignifiés. Il est intéressant de constater que dans aucun cas elle ne fournit les réactions de la cellulose.

On pourrait expliquer cette structure de la membrane dans son ensemble, en admettant qu'il se produit d'abord de la cellulose et que celle-ci se transforme ensuite graduellement en d'autres hydrates de carbone ou en subérine. En effet, dans cette hypothèse, la lamelle interne, c'est-à-dire la partie de la membrane formée en dernier lieu, sera toujours avant tout cellulosique. Ensuite viendra la partie intermédiaire formée de cellulose et d'autres corps. Dans cette partie, la richesse en cellulose sera d'autant moindre que l'on sera plus éloigné de l'intérieur de la cellule. Enfin, on rencontrera une partie entièrement dépourvue de cellulose et qui, avec la membrane primaire, constituera la lamelle moyenne : c'est la portion la plus ancienne.

---

(1) VON HÖHNEL : *Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt;* Sitzungsberichte der Kais. Acad. der Wissenschaften, Abtheilung I, Bd. LXXVI, 1877. — E. GILSON : *La subérine et les cellules du liège*; La Cellule, t. VI, 1r fascicule, 1890.

(2) MANGIN : Loc. cit

Suivant que la transformation de la cellulose aura été plus ou moins rapide et complète, la lamelle intermédiaire en contiendra ou n'en contiendra pas.

Remarquons toutefois que la différence de constitution chimique qui existe entre la cellulose et les autres hydrates de carbone de la membrane, et surtout entre la cellulose et la subérine, sans être un obstacle insurmontable à l'admission de cette hypothèse, ne lui est cependant pas favorable. Nous sommes loin jusqu'ici de saisir la série des réactions qui relieraient ces corps divers à ce radical originel hypothétique.

EXPLICATION DES PLANCHES.

FIG. 1. *Beta vulgaris.* Coupe traitée par la méthode indiquée page 404. On a fait usage de l'ammoniaque à 15 o o et comme colorant du rouge congo.

Cette figure nous montre que les membranes *m* ont conservé leurs formes mais qu'elles ne contiennent plus de cellulose. Celle-ci s'est transformée en étoiles et en arborescences cristallines disposées à l'intérieur des cellules. On remarque toutefois de la cellulose cristallisée *c'* dans un espace intercellulaire. Tout ce qui se colore par le réactif de la cellulose, et rien que cela, possède une structure cristalline.

FIG. 2. *Beta vulgaris.* Coupe traitée comme celle de la FIG. 1, avec ces différences qu'on a employé de l'ammoniaque à 5 o/o et qu'au lieu de colorer au rouge congo on a ajouté du chlorure de zinc iodé qui colore la cellulose en bleu.

Les cristallisations présentent la forme sphérique, ce qui provient du degré de concentration de l'ammoniaque dont on a fait usage.

FIG. 3. *Beta vulgaris.* Après l'action de la liqueur de SCHWEIZER, lavage à l'ammoniaque et à l'eau, la coupe a été colorée par le rouge congo puis mise en contact pendant six heures environ avec une solution diluée d'acide chlorhydrique. Les acides faisant virer le rouge congo au bleu, les cristallisations de cellulose ont pris cette couleur. Après lavage à l'eau pour enlever l'excès d'acide chlorhydrique, on a déposé une goutte d'ammoniaque contre le bord du couvre-objets du côté droit.

A mesure que le liquide alcalin pénètre dans la coupe, les membranes se dissolvent, tandis que la matière colorante bleue fixée sur les cristallisations de cellulose, vire au rouge.

On remarque aussi des débris de vaisseaux, *v*, (tissus lignifiés), qui n'ont pas été modifiés et des cellules ligneuses dont la membrane la plus interne était encore cellulosique, aussi sont-elles remplies de cristallisations de cellulose.

On voit encore dans la partie droite de la figure un mycelium de champignon (*ch*), dont les membranes ont résisté à l'action des divers réactifs auxquels elles ont été soumises.

FIG. 4. *Astrapea Wallichii.* La coupe a été traitée comme celle de la FIG. 1; on y remarque de très belles cristallisations.

FIG. 5. *Tropeolum majus* (graine). La coupe simplement dégraissée par l'éther a été additionnée d'une solution d'iode dans l'iodure de potassium.

On y observe une lamelle moyenne (*l, m*) colorée en jaune, une épaisse lamelle intermédiaire (*l, i, m*) colorée en bleu. Cette lamelle contient de l'amyloïde.

La lamelle interne n'est pas visible.

L'intérieur des cellules est rempli de réserves albuminoïdes qui ont pris une coloration jaune.

FIG. 6. *Tropeolum majus.* Les coupes traitées par l'éther et par l'eau de

javelle, ont été ensuite débarrassées d'amyloïde par ébullition avec l'acide sulfurique dilué, puis additionnées de chlorure de zinc iodé, réactif de la cellulose. On remarque que la mince lamelle interne *(l, i)* est colorée en bleu foncé. Cette lamelle est plus épaisse dans les ponctuations que dans les autres parties de la cellule. La lamelle intermédiaire paraît être d'une teinte bleue très pâle; cette coloration semble provenir de jeux de lumière produits par les ponctuations qui sont situées sous le plan qui est au point.

FIG. 7. *Polypodium aureolatum.* Coupe débarrassée d'amidon par la diastase, puis traitée comme la coupe de *Beta vulgaris* de la FIG. 3. Les membranes sont dissoutes, il ne reste que des grandes cristallisations de cellulose enchevêtrées dont l'ensemble a conservé la forme de la cellule.

FIG. 8. Sphéro-cristaux ou globulites de paramannane. On y remarque surtout la disposition en tétrades.

FIG. 9. Sphéro-cristaux ou globulites de cellulose obtenus *in vitro.*

Les formes sous lesquelles se présentent le paramannane et la cellulose sont sans action sur la lumière polarisée; ce sont donc plutôt des cristallites que des cristaux.

BIBLIOGRAPHIE

Behrens : Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischer Untersuchungen; 1883.

J. B. Carnoy : Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons; 1870.

Flechsig : Ueber Darstellung und chemische Natur des Cellulosezuckers; Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. 7, p. 523.

E. Gilson : La subérine et les cellules du liège; La Cellule, t. VI, 1, 1890.

von Höhnel : Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt; Sitzungsberichte der kais. Acad. der Wissenschaften, Abtheilung I, Bd. LXXVI, 1877.

Kabsch : Pringsheim's Jahrbuch, Bd. III.

Mangin : Comptes rendus de l'académie des sciences, Paris, juillet 1888, octobre 1889, février et mars 1890.

Mulder : Physiologische Chemie.

Poulsen : Microchimie végétale; traduction de Lachmanns, 1882.

Reiss : Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen; Landwirthschaftliche Jahrbücher, 1889.

Strasburger : Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute.

E. Schulze, E. Steiger, W. Masewell : Zur Chemie der Pflanzenzellmembranen; Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. XIV, 1890.

E. Schulze : Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen; Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. XVI, 1892.

Tangl : Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1880.

Tollens : Kurzes Handbuch der Kohlenhydrate, 1888.

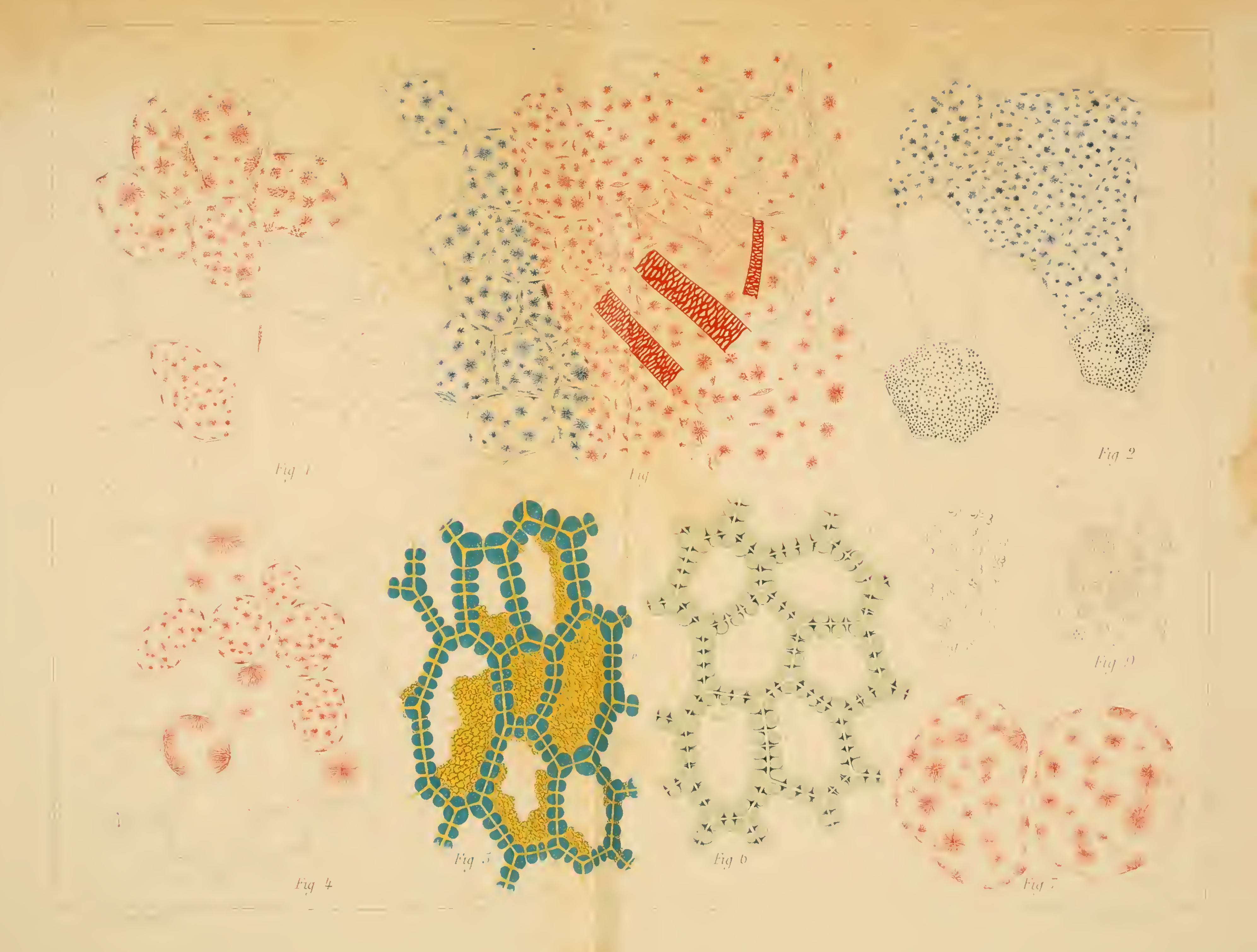
Tschirch : Angewandte Pflanzenanatomie, 1889.

Vogl : Sitzungsber. der kais. Acad. der Wissenschaften, Wien, Bd. 48, 2. Abtheilung.

Wieler : Analysen der Jungholzregion von *Pinus sylvestris*, etc.; Landw. Versuchsstationen, Bd. 32.

Wiesner : Sitzungsber. der kais. Acad. der Wissenschaften, Bd. 50, 2. Abt.

TABLE DES MATIÈRES


Fig 1
Fig 2
Fig 4
Fig 5
Fig 6
Fig 7

ÉTUDE

SUR

„L'ACHOLIE" OU „CHOLÉMIE" EXPÉRIMENTALE

PAR

J. DENYS
Professeur a l'Université

&

Dr L. STUBBE
Inspecteur vétérinaire près de l'administration centrale de l'agriculture,
Membre correspondant de l'Académie royale de médecine de Belgique.

(Mémoire déposé le 10 juin 1893.)

(Travail du laboratoire d'anatomie pathologique et de pathologie expérimentale de l'université de Louvain.)

ÉTUDE SUR „L'ACHOLIE" OU „CHOLÉMIE" EXPÉRIMENTALE

Le présent travail constitue le développement d'une note que nous avons insérée dans le N° 3, t. IV, du *Centralblatt für allgemeine Pathologie.* Cette communication préliminaire fut provoquée par l'apparition d'un travail de MM. M. Hahn, V. Massen, M. Nencki et J. Pawlow, dans le tome I des *Archives des sciences biologiques*, de St Pétersbourg.

Comme nous eûmes l'occasion de le dire dans cette note, nos recherches sur le foie ont été entreprises et achevées, dans l'état où nous les présentons, il y a plus de deux ans. Elles ont été inspirées par le désir de reproduire expérimentalement le tableau morbide connu, chez l'homme, sous le nom d'*acholie* ou de *cholémie.* Comme on le sait, on désigne par ces noms un ensemble de symptômes graves, que l'on remarque fréquemment dans le cours des maladies du foie et qui mettent généralement un terme à la vie du malade; le symptôme capital est constitué par un coma, accompagné le plus souvent de convulsions généralisées. Les auteurs sont partagés quant à la pathogénie de ce syndrôme. Pour les uns, il résulterait de l'accumulation dans le sang des produits de la sécrétion biliaire : de là, le nom de *cholémie;* pour les autres, il proviendrait de l'arrêt du fonctionnement du foie : d'où, la dénomination d'*acholie.*

Il nous a semblé que la dernière hypothèse devait être la vraie et que le phénomène morbide pourrait bien être le résultat d'une altération, d'une mortification, des cellules hépatiques, à la suite de laquelle une fonction importante de l'économie animale se trouverait arrétée. Nous nous figurions cette altération comme due, dans beaucoup de cas du moins, à un principe nocif se propageant aux cellules hépatiques par l'intermédiaire des fins canalicules biliaires, et c'est cette conception de la genèse du phénomène qui nous a suggéré le procédé opératoire dont il sera question plus loin.

Si l'*acholie* dépend réellement d'une abolition des fonctions du foie, on doit pouvoir produire ses symptômes en éliminant d'une façon quelconque l'influence de cet organe.

D'une manière générale, on atteint ce résultat en physiologie au moyen de deux procédés.

1° *L'extirpation*. Ce procédé a déjà été appliqué au foie, et il a fourni à MINKOWSKI (1), chez les oies, des données excessivement importantes sur les fonctions de ce viscère. Malheureusement, son application aux mammifères est liée à des inconvénients considérables, parmi lesquels la stase dans le tube digestif et ses annexes suffit à elle seule pour le condamner. Tout au plus peut-on enlever une portion du foie sans provoquer de trouble considérable dans la circulation porte (2), mais cette extirpation partielle est insuffisante, les cellules du foie étant capables à un haut degré de se suppléer mutuellement. PONFICK a démontré qu'on peut amputer les trois quarts du foie du lapin sans causer la mort, le quart restant supplée momentanément tant bien que mal aux portions détruites, et, par une hypertrophie rapide, restitue au foie son volume primitif. Si nous voulons étudier chez les mammifères les conséquences de la destruction des cellules hépatiques, nous devons donc abondonner ce procédé.

2° *La ligature des vaisseaux*. Ce procédé a le même inconvénient que le précédent.

ECK a essayé de le rendre pratique en établissant, sous la ligature qu'il applique sur la veine-porte à son entrée dans le foie, une fistule entre la veine-porte et la veine-cave. De cette façon, le cours du sang n'est pas arrêté dans le tube digestif; il est seulement détourné de sa direction normale. Cette opération difficile a été perfectionnée et pratiquée sur un grand nombre de chiens par les auteurs russes cités plus haut. Ils ont constaté des phénomènes particuliers chez les chiens, qui avaient survécu à l'opération et qu'on nourrissait de viande. Le caractère devient méchant; l'animal présente de violents symptômes d'excitation : il est continuellement en mouvement, fait des culbutes et finalement est pris de convulsions cloniques et tétaniques. A côté de ces phénomènes d'irritation, on voit apparaître

(1) MINKOWSKY : Arch. f. experim. Path. und Pharm., B. XXI.

(2) E. PONFICK : *Experimentelle Beiträge zur Pathologie der Leber;* VIRCHOW's Arch., B. CXVIII et CXIX.

divers symptômes de dépression : l'animal reste couché et dort presque tout le temps; le train postérieur est parésié; la démarche est vacillante, ataxique. En même temps, on observe divers autres troubles : le chien devient aveugle et perd le sentiment de la douleur, tout en gardant la conscience, ainsi que le sens de l'ouïe. La phase du coma survient après les convulsions. Alors, l'animal est couché dans une pose passive; de temps en temps, il est pris de convulsions. Cet état se termine par la mort ou par une guérison, parfois radicale.

Les savants russes ont observé que l'explosion de ces symptômes est liée au genre de nourriture, et qu'elle est provoquée par l'alimentation au moyen de viande. L'agent immédiat de l'intoxication est l'acide carbamique, que le foie a pour mission, dans les conditions normales, de transformer en urée, fonction qu'il ne peut remplir, du moins à suffisance, après la ligature de la veine-porte.

Malgré les troubles profonds créés chez les chiens par l'opération d'Eck, nous devons pourtant faire remarquer que l'application de ce procédé n'équivaut pas à une élimination complète du foie, cet organe restant en communication avec le système vasculaire au moyen de l'artère hépatique.

Néanmoins, les auteurs russes ont fait quelques expériences, dans lesquelles leur opération équivaut à une destruction complète du foie avec conservation de la circulation dans le tube digestif et ses annexes. Après avoir pratiqué la fistule de la veine-porte, ils détruisent le foie aussi complètement que possible par excision ou broyage des différents lobes, ou bien ils ligaturent l'artère hépatique près de sa sortie de l'artère cœliaque; dans les deux cas, ils observent des phénomènes analogues à ceux que nous avons constatés et qui seront décrits plus bas.

Au moyen de notre procédé, nous essayons d'atteindre les cellules hépatiques par un corps chimique injecté dans les conduits biliaires. On détruit ainsi les cellules, tout en laissant intacte la circulation sanguine. Nous devons reconnaître que les résultats ont dépassé notre attente. Nous avons choisi l'acide acétique dilué : cet acide, mis en contact avec les cellules, même à une faible concentration, exerce sur elles une action destructive énergique; en diffusant dans le sang, il se change en acétate et perd son action toxique. Nous évitons ainsi de compliquer les troubles qui succèdent aux lésions du foie par des altérations fonctionnelles d'autres organes. En effet, supposons qu'une certaine quantité d'acide, après avoir diffusé à travers les cellules hépatiques, pénètre dans la circulation

porte. Cette pénétration sera excessivement lente et l'acide, rencontrant à l'intérieur des vaisseaux les sels alcalins du sang, deviendra complétement inoffensif.

Nous avons employé l'acide à une concentration variant de 2 o/o à 5 o/o, et nous l'avons injecté à doses de 50 à 80 cc. Nous avons évité d'introduire la canule de la seringue directement dans le conduit hépatique; car, l'injection faite, nous aurions été obligés de placer une ligature sur le conduit au-dessus de l'ouverture, afin d'empêcher l'excès d'acide et les produits biliaires de se déverser dans le péritoine. Or, cette ligature aurait eu deux inconvénients : en premier lieu, elle empêchait l'écoulement de la sécrétion hépatique; en second lieu, elle retenait dans les conduits et surtout dans la vésicule biliaire une certaine quantité d'acide, qui ne pouvait agir sur le foie et qui aurait fini par être résorbée sans profit pour l'opération, et peut-être au désavantage de l'organisme entier. Nous avons donc voulu éviter ces deux inconvénients; c'est pourquoi nous avons introduit la canule par l'orifice de Wirsung. Nous traversons d'abord, au moyen d'une canule qui n'est autre qu'une aiguille de Pravaz émoussée, les parois du duodénum dans le voisinage de l'orifice; puis, par tâtonnements, nous tâchons d'introduire l'instrument dans le canal hépatique. Pour celui qui a étudié sur un duodénum ouvert la disposition des parties, cette opération est relativement facile, et avec un peu de patience, on trouve presque toujours l'ouverture du conduit. Quelquefois même on réussit dès le premier essai. Dans les cas rares où nous avons échoué, peut-être par suite d'une disposition défavorable de l'ouverture, nous sommes parvenus à nos fins en poussant fortement la pointe de la canule dans la direction du conduit. La canule passe entre la muqueuse et la musculature, et, guidée par cette dernière qui se continue avec la musculature du canal, elle finit par s'engager dans le conduit. L'ouverture trouvée, nous enfonçons la canule à plusieurs centimètres de distance dans le canal, et nous plaçons une forte ligature autour de celui-ci. Nous procédons ensuite à l'injection, que nous faisons sous forte pression, de façon à faire pénétrer le liquide jusque dans les plus fins canalicules. Pour nous assurer de la profondeur à laquelle pénètre le liquide, nous avons fait quelques injections avec le bleu de Prusse soluble, et nous avons vu celui-ci former rapidement des taches bleues sous la séreuse. Du reste, on peut se convaincre facilement que l'acide porte son action sur le parenchyme hépatique; pour cela, il suffit d'examiner par la vue et le toucher la partie du foie visible dans l'angle supérieur de la plaie. Déjà, dès les premières por-

tions injectées, le foie se marbre de taches jaunâtres, et quand on le presse entre les doigts, on constate que sa consistance a changé : il est devenu plus dûr, on dirait qu'il a subi une coagulation. Pendant l'injection, la vésicule se distend énormément, mais nous n'avons jamais observé sa rupture.

L'injection terminée, nous laissons la seringue en place pendant quelque temps, afin de maintenir les conduits sous une tension qui doit faire progresser de plus en plus l'acide vers les fins canalicules; puis, nous coupons la ligature et nous retirons la seringue. Immédiatement le surplus de l'acide reflue dans le duodénum. L'orifice des parois intestinales se referme de lui-même.

Nous suturons ensuite le ventre et nous délions l'animal. Toutes ces opérations sont faites avec les plus grandes précautions antiseptiques. Nous veillons spécialement à ce que, pendant l'injection, l'acide ne coule pas dans le péritoine.

Maintenant que nous connaissons le procédé opératoire, arrivons aux phénomènes consécutifs.

Après que les derniers effets du sommeil chloroformique se sont dissipés, les chiens ne présentent rien de particulier. Ils se tiennent tranquilles, imitant en cela tous les animaux qui ont subi la laparatomie et qui portent au ventre une plaie d'une certaine étendue.

Les symptômes de la suppression hépatique se montrent habituellement après quelques heures.

Les animaux sont torturés par une soif vive qui paraît quelquefois inextinguible. Ils vont boire continuellement, mais vomissent presqu'aussitôt l'eau qu'ils ont ingérée.

En même temps, un changement se remarque dans leur caractère. Ils deviennent indolents, apathiques, restent couchés à la même place, ou vont se promener sans faire attention à ce qui se passe autour d'eux. Pendant leurs promenades, ils s'arrêtent sans motif, souvent dans une attitude de marche brusquement interrompue, et restent immobiles pendant longtemps, la tête penchée. Pendant ce stade, ils présentent souvent une excitabilité réflexe prononcée.

Plus tard, ils ne se lèvent plus, ne vont plus boire et tombent peu à peu dans un coma complet, qui se termine par la mort. Durant cette période, ils deviennent complétement passifs, et se laissent mettre dans toutes les positions possibles. La sensibilité est abolie. Le plus souvent l'immobilité du coma est interrompue par des convulsions. Tout d'abord, les con-

tractions sont localisées à certains groupes de muscles; elles sont courtes; ce sont plutôt des secousses, des tiraillements. Puis, elles se généralisent et revêtent certains caractères des convulsions produites par la strychnine. Comme ces dernières, elles sont générales et peuvent être produites par les attouchements, les manipulations, des ébranlements quelconques, pourvu qu'ils soient assez forts. Quand le tableau est complet, la tête se porte dans la nuque, les dents grincent, les pattes battent l'air dans un mouvement de galoppement, puis elles se raidissent, le tronc s'incurve fortement en arrière, la queue se relève. A ce moment, le spasme est intense et général. Ces accès, auxquels succède une période de dyspnée, se renouvellent un nombre plus ou moins considérable de fois, ils peuvent persister pendant des heures, d'autres fois la mort survient après trois ou quatre accès.

La mort survient après un temps variant de 6 à 26 heures, en général après une douzaine d'heures. Il est inutile de faire ressortir la grande analogie, nous dirons l'identité, des phénomènes observés avec les expériences de MINKOWSKI (1).

A l'autopsie, on trouve des altérations profondes du foie. Cet organe est parsemé de noyaux jaunes, qui sont quelquefois tellement serrés, qu'ils deviennent confluents et transforment un ou plusieurs lobes entiers en une masse jaune. Ces taches présentent quelquefois une réaction acide nette; elles sont assez souvent entourées d'une zone rouge, étroite, qui les sépare du tissu en apparence sain. Nous disons en apparence sain, car les parties qui ont conservé plus ou moins leur coloration normale montrent au microscope des lésions cellulaires telles, qu'on doit admettre que leur fonctionnement est devenu très imparfait, s'il n'est pas complétement aboli.

Autant le foie est altéré, autant le tube digestif paraît intact. Jamais, nous n'avons trouvé dans la muqueuse ni suffusions sanguines, ni congestion. Le péritoine ne renferme pas de liquide, la rate n'est pas gonflée: en un mot, on ne trouve pas le moindre indice de stase. La circulation s'est maintenue suffisamment libre; c'est là une constatation très importante, car elle établit l'excellence du procédé.

Nous avons fait une vingtaine d'expériences sur le chien. En voici deux relatées en détail.

---

(1) MINKOWSKI : Arch. f. experim. Pathol. und Pharmac., Bd. XXI.

EXPÉRIENCE I.

Chien de 4,500 gr.

Injection à 7 h. du soir de 70 cc. d'acide acétique à 2,5 0/0, par conséquent de 1,75 d'acide acétique glacial.

Le lendemain matin à 8 heures, l'animal est couché sur le flanc, indifférent aux appels et aux caresses. On le prend par la peau du dos pour le mettre sur ses pattes, mais il se laisse choir plusieurs fois de suite, c'est l'arrière-train qui paraît le plus affaibli. Finalement, il parvient à se tenir debout et à marcher quelques mètres; mais les membres postérieurs se placent mal, semblent parésiés. Tout le corps s'avance en zig-zag, l'arrière-train déviant alternativement à droite et à gauche. Le chien s'arrête en pleine pose de marche, et regarde bêtement le sol. Puis, il se remet à marcher, s'arrête de nouveau et finalement gagne un coin, où il se laisse choir sur le ventre; la tête et le cou sont étalés de leur long sur le plancher, les pattes pliées sans ordre.

10,00. Le chien est couché sans mouvement et se laisse manipuler comme une loque. On peut marcher sur ses pattes, sans que le moindre mouvement trahisse la douleur. Nous essayons plusieurs fois de mettre l'animal debout, mais sans réussir. Tempér. rect. 32°,5.

10,26. Tétanos des membres antérieurs et du cou; pattes postérieures flasques.

10,28.. La raideur gagne les membres postérieurs.

10,29. Les convulsions se prononcent davantage. La tête se redresse, les membres antérieurs battent l'air. Pendant les moments de repos, une certaine raideur persiste. Les accès sont courts, se déclarent trois ou quatre fois par minute et débutent par un gémissement. Respiration : 12 à la minute; inspiration tétaniforme.

10,36. Le train postérieur participe de plus en plus aux convulsions. Les coups forts appliqués sur l'animal et les ébranlements du plancher produisent un renforcement des accès.

11,20. Le même état persiste.

11,30. Trismus très fort; grincement des dents. Pupilles largement dilatées, insensibles à la lumière.

11,50. Tempér. rect. 33°,1.

12,10. Toujours le même état convulsif, aggravé par les ébranlements, les manipulations énergiques. T. R. 33°,4.

12,15. L'animal est en relâchement, respiration inégale.

12,17. Raideur générale et mort.

EXPÉRIENCE II.

Mort tardive.

11,00. Injection à un chien de taille moyenne de 60 cc. d'acide acétique à 2 1/2 0/0.

12,00. Rien de particulier.

12,30. Un vomissement. L'animal montre du plaisir quand on le caresse.

12,40. Un second vomissement.

3,00. Il boit de l'eau, qui est vomie de suite. L'apathie survient, l'animal reste ordinairement couché; de temps en temps, il se lève pour faire une petite promenade, pendant laquelle il s'arrête souvent, et regarde les personnes et les objets avec une entière indifférence.

7,00. Il va boire. Peu de temps après, un vomissement. Le lendemain matin, 21 h. après l'injection, il meurt dans les convulsions.

Dans l'expérience suivante, l'injection ayant été faite le soir, le cours de la première période n'a pu être observé; mais par contre, la seconde, celle du coma entrecoupée de convulsions, a pu être étudiée à l'aise.

Nous avons rarement vu les animaux se remettre. En voici pourtant un exemple. Les symptômes consistent en une soif vive, en vomissements, et en une obnubilation intellectuelle. Pas de convulsions.

EXPÉRIENCE III.

Chien de 6 kilogr.

A 11 heures, injection de 60 cc. d'acide acétique à 3 o/o.

12,00. Rien de spécial; l'animal arrive quand on l'appelle, il a l'intelligence complétement libre.

3,30. Couché dans un coin, assez apathique, il ne tourne plus la tête pour observer ce qui se passe autour de lui.

3,52. Il boit abondamment.

4,30. Deux vomissements copieux, presque uniquement aqueux.

6,17. Il boit abondamment. Quand on l'appelle, il ne vient plus, mais retourne dans son coin. En somme, il ne se dérange que pour boire. Dans son coin, il se tient debout, immobile, en arrêt devant la muraille. On dirait qu'il ne comprend plus, que la cérébration est devenue confuse.

6,45. Il boit avec avidité.

6,42. Il boit de nouveau.

Le lendemain, l'intelligence est plus lucide. Quelques jours plus tard, il ne présente rien de spécial, si non une faible coloration ictérique des sclérotiques, et un état de tranquillité contrastant avec sa vivacité antérieure.

On le tue par hémorrhagie. Le foie et le sérum ont une teinte ictérique. Les urines donnent avec l'acide nitrique un anneau vert intense. Le foie est considérablement augmenté de volume; il pèse 300 gr., et présente sur la coupe des noyaux plus foncés que le restant; ce sont probablement les parties les plus attaquées par l'acide acétique. L'augmentation de volume tient sans doute à l'hypertrophie des portions restées vivantes, hypertrophie qui, comme Ponfick l'a prouvé, s'établit avec une grande rapidité.

Les expériences précédentes établissent que l'acide acétique, injecté dans les conduits biliaires, exerce une action destructive sur le foie et que cette action est suivie de phénomènes nerveux, se terminant par la mort.

Doit-on nécessairement expliquer les troubles par la suppression de la fonction hépatique et ne serait-il pas plus juste de les attribuer à un empoisonnement par l'acide? Cette question se trouve justifiée par le fait que les acides quelconques, introduits dans l'organisme, enlèvent au sang et aux humeurs l'alcalinité nécessaire à la vie, et déterminent la mort. Nous pouvons répondre par la négative.

En effet, la dose moyenne d'acide variait pour un chien de 4 à 5 kilogr. de 1 à 2 gr. Si cette dose était introduite directement dans le sang, elle aurait produit assurément des troubles intenses; mais n'oublions pas :

1° Qu'elle est injectée dans les conduits excréteurs d'une glande, et qu'avant de passer dans les vaisseaux, elle doit traverser un parenchyme dans lequel elle épuise une partie de son action.

2° Que la pénétration dans les vaisseaux est lente, et que le chien, comme SCHMIEDEBERG l'a démontré, maintient facilement, par la production d'ammoniaque, l'alcalinité de ses humeurs au taux normal.

3° Qu'une partie seulement de l'acide est absorbée, une seconde partie imbibe comme telle le tissu hépatique, comme le démontre la réaction acide des départements les plus altérés; enfin une troisième partie, très notable, qui est restée dans les gros canaux et dans la vésicule biliaire distendue, s'écoule dans l'intestin, dès que la canule est enlevée.

Mais nous pouvons établir directement que les phénomènes ne sont pas dûs à une diminution de l'alcalinité du sang, et cela pour trois motifs :

1° L'injection concomitante de bicarbonate de sodium, faite en d'autres régions, n'empêche pas l'explosion des troubles.

2° On peut démontrer directement, par le dosage de l'alcalinité du sang, que les troubles se produisent alors même que l'alcalinité est normale ou quasi normale.

3° L'intoxication produite par l'acide acétique présente des caractères tout différents des symptômes consécutifs à son injection dans le foie.

1er MOTIF. *L'injection en quantité suffisante de bicarbonate de sodium n'empêche pas l'explosion des phénomènes.* Nous nous sommes servis d'une solution à 10 o/o de bicarbonate. Avant de commencer les opérations, nous injections, sous la peau en différents endroits, de petites quantités de la solution alcaline, et nous renouvelions l'injection plusieurs fois après. Les doses injectées étaient choisies de façon à pouvoir neutraliser tout l'acide employé.

Voici une de ces expériences :

EXPÉRIENCE IV.

Chien de 3 kilogr.

Injection de 2,4 gr. d'acide acétique cristallisable, en une fois, et de 3,5 gr. de bicarbonate, en neuf fois.

9 h. du matin. Injection dans le conduit biliaire de 60 cc. d'acide acétique à 4 o/o. Immédiatement avant et après, injection de 11 cc. de bicarbonate à 10 o/o sous la peau, en différents endroits.

9,30. 5 cc. de bicarbonate.

10,00. 3 idem.

10,15. 3 idem. L'animal ne présente rien de spécial.

10,50. 3 idem.

12,00. 1 idem. Certain degré de stupeur.

1,00. 3 idem.

3,30. 3 idem.

6,00. 3 idem. Apathie presque complète,

8,30. Couché sur le flanc, il ne peut se dresser sur les pattes. Le pincement des pattes ne produit pas de réaction. Les bulbes oculaires sont dirigés en bas et en dedans. Pas de raideur.

8,50. Première attaque, de quelques secondes, limitée aux muscles de la face, du cou et de la nuque. Grincement des dents.

8,51. Deuxième attaque plus franche, occupant les mêmes parties, plus les membres antérieurs.

8,55. Secousses continuelles dans la tête, le cou, les membres antérieurs. Contracture persistante des muscles de la nuque. Trismus.

8,56. Les secousses gagnent les membres postérieurs.

8,59. Elles deviennent de plus en plus violentes dans ces derniers.

9,09. Toujours le même état. Les dents craquent comme si elles allaient se briser. T. R. 34°,8.

9,25. Les convulsions persistent. Pupilles immobiles, petites. Réflexe cornéen conservé.

9,53. Le chien se raidit fortement pendant une demi-minute et meurt. T. R. 33°,7.

2me MOTIF. *On peut démontrer directement par le dosage de l'alcalinité du sang que les troubles se produisent alors même que l'alcalinité est normale ou quasi normale.*

Pour déterminer l'alcalinité du sang, nous nous sommes servis du procédé de LANDOIS. (Encyclopédie d'EULENBURG, 2me édition, p. 161.) Il consiste à neutraliser le sang par l'acide citrique, dans la proportion indiquée par LASSAR : 7,5 parties d'acide pour 1000 d'eau. La solution de l'acide

est diluée dans des proportions variables, mais connues, avec une solution concentrée et neutre de sulfate de sodium. Aux diverses solutions on ajoute encore des cristaux de sulfate pour obtenir un liquide saturé de ce sel. On obtient par les différents mélanges des solutions de plus en plus riches en acide.

La première renferme 10 parties de la solution d'acide citrique et 100 de la solution de sulfate.

La deuxième : 20 p. de la solution acide et 90 de la solution de sulfate.
La troisième : 30 p. - 80 -
La quatrième : 40 p. - 70 -
et ainsi de suite.

Au moyen d'une pipette graduée très étroite, celle d'un appareil à numération des globules du sang par exemple, on mesure une quantité déterminée de la 1re solution, et on la dépose dans un verre de montre; puis au moyen de la même pipette, on recueille, par une incision, une petite quantité de sang, égale au volume de la solution acide; on la mélange à l'acide et, au moyen d'un papier réactif délicat, on détermine la réaction. A l'état normal, la proportion d'acide de la première solution est trop faible pour neutraliser l'alcalinité du sang; aussi la réaction reste-t-elle acide. On refait l'opération avec la solution II, III, etc., jusqu'à ce que le mélange rougit le papier bleu. Nous avons trouvé ce procédé très pratique, très commode et suffisamment exact pour les recherches que nous faisions.

Nous faisons suivre quelques expériences :

EXPÉRIENCE V.

Chien de 2400 gr.

Sol. IV : réaction douteuse. Sol. V : le papier bleu rougit.

8,30. Injection de 50 cc. à 2 0/0 dans le foie. 10 cc. de bicarbonate à 10 0/0 sous la peau.

9,45. *Sol. II : le papier reste bleu. Sol. III : le papier rougit.*
Nouvelle injection de 10 cc. de bicarb. à 10 0/0.

11,00. Coma; un peu d'hyperexcitabilité.
Sol. IV : réaction douteuse. Sol. V : réaction acide.

12,30. Des contractures se manifestent dans la patte antérieure droite.
Réaction comme à 11 heures.

2,00. *Sol. III : réaction douteuse. Sol IV : réaction faiblement acide.*
5 cc. de bicarbonate.

6,50. *Sol. V : réaction douteuse Sol. VI : réaction acide.*
Depuis, plusieurs secousses dans les membres. Mort dans un accès de convulsions.

En résumé, chez ce chien qui a reçu 1 gr. d'acide acétique dans le foie, et 2.5 gr. de bicarbonate en trois fois sous la peau, le sang reste toujours alcalin. Il présente une diminution légère de son alcalinité cinq quarts d'heures après l'injection de l'acide. Pendant tout le temps qui suit, jusqu'à la mort, la réaction alcaline est aussi forte qu'avant l'opération, sauf à 2 heures où elle diminue dans une mesure négligeable. Peu d'instants avant la mort, elle était même supérieure à celle qui a été constatée chez l'animal sain. L'acidité du sang ne peut donc expliquer les troubles.

EXPÉRIENCE VI.

Chien de 3,5 kilogr.

Sol II : réaction neutre. Sol III : réaction acide.

8,30. Injection sous la peau de 10 cc. de bicarbonate à 10 0/0 et de 60 cc. d'acide acétique à 2 0/0 dans le foie. Nouvelle injection de 10 cc. de bicarbonate.

10,45. Rien de spécial. *Réaction comme plus haut.*

1,25. Injection de 5 cc. de bicarbonate.

2,40. Injection de 8 cc. de bicarbonate. Le chien est plongé dans un état de torpeur très prononcé. Il ne peut se tenir sur les jambes.

2,50. Les convulsions éclatent. Plus de réaction à la douleur. T. R. 35°,4. Les accès deviennent de plus en plus violents.

3,00. *Sol. IV : le papier reste bleu.*

3,15. Mort. *Les urines bleuissent fortement le papier rouge.*

Dans cette expérience, l'alcalinité du sang, loin de diminuer, a augmenté; les urines elles-mêmes, examinées au moment de la mort, bleuissent le papier rouge de tournesol.

EXPÉRIENCE VII.

Chien de 8 kilogr.

8,20. *Sol IV : réaction douteuse. Sol. V : réaction acide.*
Injection de 20 cc. de bicarbonate à 10 0/0 sous la peau et de 40 cc. d'acide acétique à 3 0/0 dans le foie. Nouvelle injection de 10 cc. de bicarbonate.

8,30. *Réaction comme plus haut.* Injection de 20 cc. de bicarbonate.

10,45. L'animal ne présente rien de bien particulier.

11,00. 20 cc. de bicarbonate.

2,00. Rien de spécial.

4,45. L'animal est couché sur le côté et ne peut plus se tenir sur les pattes. Secousses dans les oreilles. Pupilles immobiles.

4,48. Les secousses plus fréquentes et plus fortes s'étendent à toute la tête, puis aux membres antérieurs.

4,49. Les secousses envahissent les membres postérieurs.

5,00. De vrais accès convulsifs se déclarent.
Dans les intervalles, tremblement musculaire continu. Mort. *Les urines bleuissent le papier rouge de tournesol.*

Dans cette expérience, la réaction des urines, à la mort, nous montre de nouveau que le bicarbonate injecté suffit amplement pour neutraliser l'acide. *Nous concluons de cette expérience, comme des deux précédentes, que l'acidification du sang est impuissante pour expliquer les résultats.*

3me MOTIF. *L'intoxication produite par l'acide acétique présente des caractères tout différents des symptômes consécutifs à son injection dans le foie.*

Pour l'établir, nous avons injecté l'acide acétique dans le péritoine. En choisissant cette séreuse, nous avons voulu mettre l'acide dans les conditions les plus sûres et les plus rapides de résorption; en effet, les expériences de WEGNER (1) ont montré que cette membrane possède, par son étendue et par sa vascularisation, un pouvoir de résorption extrêmement intense. Nous avons injecté à nos chiens l'acide à la concentration de 2 à 5 o/o, comme pour nos expériences sur le foie et en quantité tout aussi considérable et quelquefois plus forte encore. Les uns ont survécu, les autres sont morts, mais les uns comme les autres ont présenté des symptômes tout différents de l'acholie.

L'inflammation du péritoine les faisaient souffrir beaucoup, ils se tenaient tranquilles, se lamentaient, mais conservaient l'intelligence libre jusque près de la mort. Ils ne présentaient ni torpeur, ni insensibilité, ni somnolence, ni coma, ni convulsions. Un seul symptôme rappelait l'état des chiens privés de fonction hépatique : les vomissements; mais ceux-ci s'expliquent tout naturellement par l'inflammation de la séreuse.

Pour citer quelques exemples, donnons l'histoire de deux chiens qui ont survécu à l'injection.

EXPÉRIENCE VIII.

Chien de 3,4 kilogr.

A 11 heures, pendant le sommeil chloroformique, injection dans le péritoine de 100 cc. d'acide acétique à 2 1/2 o/o.

12,00. Le chien est réveillé complétement, il change constamment de position en poussant des gémissements.

(1) WEGNER : *Chirurgische Bemerkungen über die Peritonealhohle mit besonderer Berücksichtigung der Ovariotomie;* Arch. de LANGENBECK, 1876.

2,00. Il reste tranquille; se laisse caresser avec plaisir.
7,00. Il a eu plusieurs vomissements, après avoir bu de l'eau.
Le 16 mars, il continue à rester tranquille, mais est attentif à ce qui l'entoure.
» 17 » il commence à se promener.
» 22 » plus rien d'anormal.

EXPÉRIENCE IX.

Chien de 5,5 kilogr.

Le 6 avril, à 9 h., injection de 150 cc. d'acide acétique à 2 1/2 0/0 dans le péritoine.
Dans la journée, il reste tranquille; pas de vomissements. Aucune obnubilation de l'intelligence.
Le 7 avril. Amélioration; l'animal vient chercher des caresses.
» 9 » Il est complétement rétabli.
Il est tué; le péritoine renferme assez bien de liquide transparent. Congestion faible de la séreuse.

D'autres chiens, qui avaient reçu des doses généralement plus considérables, jusque 5 cc., d'acide acétique, sont morts; mais, nous le répétons, sans présenter, à part les vomissements, aucun des symptômes propres aux animaux qui avaient reçu l'injection dans le foie.

Les injections dans le péritoine nous permettent donc également de conclure que les symptômes observés ne sont pas dus à l'acidification du sang, mais bien à une altération du parenchyme hépatique.

Chez certains de nos chiens, à foie détruit par l'acide acétique, nous avons fait quelques dosages de l'urée dans les urines émises après l'opération, et nous avons pu constater une forte diminution de l'urée; malheureusement nos notes à ce sujet se sont égarées. Le résultat de l'analyse était à prévoir après les recherches de Minkowski sur les oies.

Nous avons fait quelques expériences sur les lapins, mais ces animaux nous paraissent trop sensibles à l'action des acides, pour pouvoir être employés avec avantage.

